منقدی اگرا الثقافی للکتب (کوردی - عربی - فارسی) www.iqra.ahlamontada.com

الستيتولوچايا و (در الروز ال

> تأسین کارک ب. سوانسون

تصفه معراجه الدكتورعبالحليم الطويجى و الدكتورعبالحليم الطويجى

تقديم الدكيتورمسي*ن ب*عيد

الناسند مكتبة الخانجي بمصر

السيتولوچيا و(الور (المراكب السيولوجيين

(عسلم الخليسة)

تأسین محارلے ب.سوانسون

تصة دمراجعة المكتورع الحليم الطويمى و الدكتورع الحليم الطويمى

تقديم. الدكيتورمشي*ن بسعي*ب

> الناستو محتبة الخابخي بمصر

المشنركون في هسذا الكناب

المؤلف

كادل ب سيوانسون: أستاذ علم الأحياء بجامعة هوبكنز و قام بالبحث والتدريس في مجالات السيتولوجيا والوراثة السيتولوجية والأحياء المشعة و

المترجمان والمراجعان

الدكتور محمد عزيز فكرى: أستاذ الوراثة وعميد كلية علوم جامعة الاسكندرية سابقا • حصل على بكالوريوس العلوم من جامعة لندن سنة ١٩٢٧ ودكتوراه فى الفلسفة من وبكالوريوس علوم من جامعة كمبردج سنة ١٩٢٧ ودكتوراه فى الفلسفة من جامعة لندن سنة ١٩٢٩ • له عدة أبحاث منشورة فى علم الوراثة وتربيسة النباتات ، وله عدة مؤلفات أحدثها كتاب باللغة العربية فى الفيروس •

عضو الأكاديمية المصرية للعلوم , وعضو اللجنة الملكية للميكروسكوب بلندن •

الدكتور عبد الحليم الطوبجى : أستاذ الوراثة بكلية الزراعة جامعة القاهرة ·

مساحب التقسديم

الدكتور حسين مسعيد : وزير التعليم العالى •

محتوما ستالكناب

منفحة														
ف ق ذ							ىيد	—	سين	ر خ	دكتو	4 4	ا هــــــــــــــــــــــــــــــــــــ	تقيد
													اب الأول	لب_
1		•	•	•		•	•			•	•	•	مقسعة	
۲	•	•		•	•	•	•	•	•	•	ىية ٠	ومسة	الحقبة ال	
													الحقب	
٨	•	•	•	•	•	حداثة	شر ۔	51 1	لوجي	سيتو	ائل لل	وسا	أجهزة و	
٨	•	•	•	•	•	•	•	•	٠,	و نی	الالكتر	جهر	<u>L</u> 1	
١.	•	•	•	•	•	•	•	•	• 2	ζį	أشسسه	ب ور	<u>-</u>	
11	•	•	•	•	•	•	•	و ئى	ز الغ	لطو	تباین ا	نهر	<u></u> -	
18	٠	•	•	•	٠	•	•	•	• ;	سورة	ات المص	لميافا	el1	
17	•	•	•	•	•	•	٠	وجيا	سيتوا	للس	سديدة	بة	طرق فن	
14	•	•	•	٠	•	•	•	وجية	ليتول	الس	لبحوث	ن ۱	الهدف م	
												انی	اب الثـ	لب_
11	•	•	•	•	•	•	•	•	•	٠	سامة	ال	الخليسة	
70	٠	•	•	•	•	3.	•	•	•	•	•	للايا	جـدر ١	
											-		السيتو	
44	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	يات	وندر	الميتوك	
													النسواة	
13	•	•											البلاستيا	
٤٥	•	•											مـواد ج	
00	•	•											الفجوات	
٥V	•	•	•	•	•	•	•	ی)	المركز	سم ا	ر الجد	سو.	السنترو	

البساب النسالن

7.	•	•	•,	•	•	•	الانقسام الخلوي والاتحاد الجاميطي
71	•	•	•	•	•	•	الانقسام الميتوزي ٠ ٠ ٠ ٠
75	•	•	. •	•	•	•	الدور البيني (انترفيز) ٠
78	٠	•	٠	٠	•	•	الدور التمهيــدى (بروفيز)
7.4	•	٠	. •	•	•	•	الدور الاستوائي (ميتافيز)
٧١	٠	•	•	•	•	٠	الدور الانفصالي (اتافيز) ٠
٧٣	٠	•	٠	•	•	٠	الدور النهائي (تيلوفيز) ٠
٧٤	•	•	٠	•	٠	•	انقسام السيتوبلازم • •
VV	•	•	•	٠	•	زی	التتابع الزمنى للانقسام الميتو
٧٨	٠	٠	•	•	٠	•	معنى الانقسام الميتوزي
۸.	•	٠	• :	٠	•	•	الانقســــام الميوزي ٠ ٠ ٠ ٠
۸۳	•	•	٠	•	•	•	النور القلادي ٠ ٠ ٠
45	•	•	•	•	٠	٠	الدور التزاوجي ٠٠٠٠
۸٥	•	•	•	•	•	•	الدور الضام ٠ ٠ ٠ ٠
78	•	٠	•	•	•	•	المعور الانفراجي ٠٠٠٠
98	•	•	٠	٠	•	•	الدور التشيتتي ٠ ٠ ٠
98	•	•	•	٠	•	•	الدور الاستوائي ٠ ٠٠
94	•	•	•	•	•	•	الدور الانفصالي ٠ ٠ ٠
98	•	•	٠	•	•	٠	السدور النهسائي ٠ ٠ ٠
98	•	•	•	•	•	• :	الانقسام الثاني للعملية الميوزية
90	•	٠	•	•	زية	الميو	انقسام السيتوبلازم في الحلايا
97	•	٠	•	•	•	•	التكاثر ٠٠٠٠٠
97	•	•	•	•	•	•	التكاثر في الحيوانات ٠ ٠
1.1	•	•	•	•	•	•	التكاثر في النباتات •
							البساب الرأبع
1.4	•	•	٠	•	•	•	وظیف الکروموسسوم
1.4	•	•	•	•	•	•	الأساس المادى للوراثة المندلية

1.4	•	•	•	•	•	قانون الوراثة الأول لمندل ٠٠٠
1.9	•	•	•	•	•	قانون الوراثة الثاني لمندل
11.	•	•	•	•	•	الأساس السيتولوجي للوراثة المندلية ·
118	•	•	•	•	•	فروض وبراهين اضافية ٠ ٠
114	•	•	•	•	•	الارتباط بالجنس
171	• .	•	•.	.•		الارتباط والعبور ٠ ٠ ٠ ٠
177	•	•	•	•	•	الارتباط التام ٠٠٠٠
174	•	•	•	•	٠	الارتباط غير التام ٠٠٠
178	•	•	•	•	•	الأسساس السيتولوجي للعبور • •
178	•	•	•	•	•	الحرائط الوراثية ٠٠٠٠٠
144	٠	•	•	•	•	القيود المحددة لمجموعات الارتباط
179	•	•	•	يطية	الخو	الترتيب الطولى للجينات والمسافات
172	•	•	•	٠	٠	التداخل ٠٠٠٠٠
144	•	•	•	•	٠	البراهين السيتولوجية للعبور • •
144	•	•	•	•	•	التميز الطولى للكروموسوم •
147	•	٠				الأساس السيتولوجي للارتباط التأم
189	•	•	•	•	•	الأســاس السيتولوجي تلعبور •
	ات.	ماتيد	لكرو	من ا	تين	برهان لاثبات أن العبور يقع بين اثنا
121	•	•	•	•	•	2 .5
121	•	•	•	•	•	الكيازمات والتداخل ٠ ٠ ٠
						البساب الخامس
731	•	٠	•	•	•	التركيب البنائي للكروموسوم
120	•	٠	•	•	•	المورفولوجيا العامة للكروموسوم • •
120	•	•	•	•		شــکل الکروموسوم ۰ ۰ ۰
121	•	•	•	•	•	حجم الكروموســـوم • • •
108	•	•	•	•	•	عدد الكروموسومات ٠٠٠٠
108	•	•	•	•	•	الشخصية الفردية للكروموسومات
100	•	•	•.	•	•	المورفولوجيا التفصسيلية للكروموسومات
100	•	•	•	•	ىية)	الكرومونيمات (الحيوط الكروموسوه

صفحة												•		
109		•		•			•	•	•	•	المغلفة	المادة		
177	•	•	•	•	• (نية ز	لصبة	بات ۱	الحبيب	ت (وميراد	الكروم		
178	•	•										السنتر		
177	•	٠										الاختنا		
177	•	٠	•	•	•	•	٠	•	• 4	في	الطر	الحبيبة		
۱۷۷	٠	•	•	•	•	•	•	اتين	وكروم	هترو	ن واأ	روما ت <u>ي</u>	ليسوكم	1
141	•	•	•	•	٠	•	•	مات	موسو	كرو	من ال	فاصة	لمرز خ	•
141	•	•	•	•	•	•	•	سائية	الفرش	مات	وسوه	الكروم		
۱۸۷	•	•	•	٠	•	•	بية	اتلعا	الغدد	بات	سوه	كرومو.	•	
198	•	•	•	•	• (ئدة	الزا	نية ز	الاضاة	ات	وسوه	الكروم	ı	
											•	سادس	ب الس	البسام
۲	•	•	•	•	•	ومات	موسي	لكرو	عدد ا	ب و	تر کی	ت فی	لتغيرا	1
												ت التر		
7.7												الاقتضا		
۲۱.	•	•		•	•	•	•	•	•	•	ارات	التسكر	١	
217												الانقسلا		
777	•	٠	•	•	•	•	•	•	•	•	الات	لانتق	1	21/2
177	•	•	•	•	•	•	•	ومات	وموس	الكر	عدد	ت فی	لتغيران	1
777	•											لاكتمال		
720	•	•	•	•	•	•	انات	الحيوا	فی	وعى	المجم	لتعدد	١	
727	٠	•	•	•	•	•	•	عی	المجمو	JL	الاكت	بدد	:	
												سابع	ب الس	البساب
700	•		•	•	•	•						كات ال		
707	•	٠	•	•	•	•	•	•	•	مات	وسوه	الكروم	كاثر	ن َ
701	•											، الكر		51
177	•	زنيما	ئرومو	، الك	طوا	وفى	سوم	_ومو.	ل الكر	طوا	ن فی	لتغيران	1	
777												ملزنة		
777	•	•	•	•	•	•	•	•	•	اوج	التز	ـق أو	تلامد	J1

777	•	•	•	•	•	•	•	•	مات	كياز	ِفي لا	الطر	لانزلاق	n
247	•	•	•	•	٠. ر	نصاإ	ועט	للدور	بقة ا	لسا	خری ا	ב וצ	تحركا) i
4.7	•	٠	•	•	•	•.	•	•	بالى	فمس	ر الان	الدو	حركات	ت
				,								سامن	، الثــ	المبساب
۳۱۰	٠	•	•	•	•	•	•	•	إمات	لكياز	وين ا	. وتك	لعبسود	1
711	•	•	•	•	•	•	•		وريا	الع	تيدات	كروما	نشأ ال	.
317	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	لعبور	رضع ا	p.a
777	•	٠	•	•	•	•	نيقة	لثب	ات ا	اتيد	الكروم	بين	مبسود	31
7• V	•	•	•	•	•	•	•	_ور	العب	فی	تؤثر	ألتي	موامل	jı
***	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	لمنس	ئىر ا-	む	
479	•	•	•	•	•	•	•	•*	•	•	عبر	ثير اا	じ	
441	•	•	•	•	•	٠	•	٠	•	•	لمرادة	ثير ا	む	
377	•	•	•	•	•	•	•	•	•	ومير	لسنترو	ثیر ا	む	
440	٠	•	•	•	•	•	•	•	ئين	روما	هترو ک <u>ر</u>	ئير آأ	t	
777	•	•	•	٠	•						كرومور			
737	٠	•	٠	٠	•	•	•	ومية	موسي	كروا	ات ال	تفير	أثير ال	7
707	•	٠	•	•	•	٠	•	•	\mathbf{x}	ــوم	وموسد	، الكر	خو	
307	•	٠	٠	•	•	ئث	والثآ	بانی	ಬೆ1 (وميز	روموس	الكر	فى	
400	٠	$\hat{\mathbf{x}}$	Х,	وميز	وموس	الكر	حبة	الملت	وعة	لجب	يات الم	, גענ	فی	
400	٠	٠	٠	•	•	•	Y	X و	ىن	سو	لكرومو	بين ا	عبور	J1
177	٠	•	•	•	•	•	•	•	•	•	وزی	المين	لعبسور	M
777	•	•	•	•	•	•	•	•	•	فیء	المتكا	غير	عبسور	Ji
777	•	•	•	•	بورا	روس	النيو	فی	نية	اليو	عيات	الربا	حليسل	2
479	•	•	•	•	سات	لفيرو	في ال	يا وز	بكتير	ی ال	يدة فر	ه الجد	تحادات	וצ
441	•	•	•			-	_						ينية	

البساب التاسسع

التغيرات في السلوك الكروموسومي ٠٠٠٠٠٠٠ ٣٩١

-		
4	24	

441	•	•	•	•	الانعزال الميتسوزي ٠٠٠٠٠٠
494	•	•	•	•	الطفرات النسيجية (الكايميرات)
497	•	٠	•	•	الانقسام الميتوزى الداخلي والاختزال الميتوزي
2 · V	•	٠	•,	•	السيطرة الوراثية على انقسام الحلية • •
2.9	٠	•	٠	•	الانقســام الميتوزي ٠٠٠٠
217	•	٠	•	•	الانقسام الميوزي ٠٠٠٠٠٠
219	•	•	•	•	العقم السدائي (الذكري) ٠ ٠ ٠ ٠
173	•	•	•	•	الانعزال التفضيلي للكروموســـومات • •
277	•	٠	•	لجنس	الانعزال غير العشوائي لكروموسومات ا-
277	•	•	•	وفلا	اتعزال الكروموسوم الرابع في الدروسو
279	می	وسو	كروم	وذ ال	الانفصال غير العشوائي الناتج عن الشذ
240	٠	٠	•	•	الانعزال التفضيلي في الذرة والشيلم
133	•	•	•	•	انتقاص حجم الكروموسومات واستبعادها
227	•	•	٠	•	الوراثة السيتولوجية للسيارا • •
201	•	•	•	•	سسيتولوجيا ذباب الأورام النباتية
20V	•	•	•	بترا)	سیتولوجیا الکوکسیدات ۲ کوکسیدی ــ هومو
£7 •1	•	•	•	•	الانقسام الميتوزي في الخلايا الجسمية
473	٠	•	•	•	الأجسام القطبية والتكوين ٠ ٠٠
					البساب العساشر
£ V. •	•	•	•	•	التغيرات الكروموسومية التلقائية والمستحدثة
173	•	•	•	•	التغيرات التلقائية ٠٠٠٠٠٠٠
٤٨٠	•	•	•	•	دورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر ٠
517	٠	•	•	ومير	سلوك الكروموسومات الطرفية السنتر
£AV	•	•	•	•	التغيرات الكروموســومية المستحدثة • •
111	•	•	•	•	الإشـــماعات الفعالة ٠ ٠ ٠
٤٩٠	•	•	•	•	التأثيرات العامة للاشسعاعات على الحلايا
290	•	٠	•	•	التغيرات التركيبية ٠٠٠٠
٥٠٤	•	•	•	•	توزيــع الانفصــامات ٠٠٠٠٠
٥٠٦	•	•	•	ت ۰	تباين الحساسية بين الحلايا وبين الكائنا.

ىة	سف	•	

0.9	•	•	•	•	•	•	•	•	•	تـ	النتائج الكمي
710	•	•	•	•	•	•	٠	٠	٠	دلة	العوامل المعب
079	•	•	باثية	لكيب	راد ا	ة المو	ساط	ت بو	بومان	موس	انفصام الكرو
270	•										الكيفية التي
				7			•				
											البساب الحسادي عشر
730	•	•	•	•	•	•	•	مات	وسو	کروہ	كيمياء النويات وال
022	•	•	•	•	•	•	بك)	لتكني	1)	لفنية	الطرق والوسائل ا
022	•		•		•	•		•	ā	سبغي	التفاعلات الم
OEV	•	•	•	•	٠	•	•	•	ية	تومتر	الطــرق الفوا
٥٤٩	•	•	•		•	•	•	•	•	می	الهضم الانزي
001	•	•	•	•	٠	•	•	اشر	. ألمبا	ر مياڻي	التحليل الكيد
001	•	•	٠	•		•	ات	سوم	رومو	للك	المكونات الكيميائية
700	•	•	•								الحامض النوو
009	•	•	•	•	•						الحامض النوو
٥٦٠	•	•	•	•	•	•			_		البروتينات
750		•	•	•	•	•	•	للية	م الح	نقسا	الكروموسوم في أن
770		•	•	•				_	•		في الدور الب
070		•	•	•	•					_	في الانقسام
٥٦٧		•	•	•						-	في التكوين
•											
											البساب النساني عشر
۰۷۰	•	•	•	•	•	•	•	•	بات	إلجينا	الكروموسسومات و
471	•	•	•	•	•	•	•	• .	•	•	تعریف الجین ۰
049	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	حجم الجين
• 1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	ثبيات الجين
09.	•	•	•	•	•	ومية	وموس	الكرو	ات.	التغير	الطفرات الجينية وا
091	•	•	•	•			-	_		-	الحرارة •
180	•	•	•	•	٠.	•	•	•	•	•	تقدم العمر
095	•	•	•	•	•	•	•	جية	بنفس	ل ال	أشبعة مافوة
											-

4.	-

097	•	•	•	•	•	•	•	•	•	• :	X	غة		1:			
997	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	نات	زو	لنيوة	l1			
790	•	•	•	•	•	•	٠	•	معة	المجت	ات	عاء	لاشس	M			
790	•	•	•	٠	•	•	•	•	•	ئية	ليميا	IJ1	لواد	l)			
٥٩٣	•	•	•	•	•	•	•	•	•	بنية	الجي	ات	لحور	li .			
790	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	6	وخد	11 .	تأثير		
019	•	٠	•	• 1	الذرة	فی	Ac	- D	3 (نظا	، فی	ضع	الموا	رات	تأثير		
7.7	•	•	•	•	•	•	•	اتين	کروه	ہترو	, للر	.ا ثى	الور	ثير	التأ		
٧٠٢	•	•	•	•	٠	•	٠	•	•	•	•	•	الجيز	ور	تط		
											ئى	، عث	سالث	ث	اب ۱۱	لب	ħ
٦١٠	•	•		•	•	•	•	•	ومی	موس	لكرو	h j	لطرا	ر اا	تطو		
717	•	•	•	٠	•	ساسى	וצי	بومی	وموس	الكرو	ىد	J١	فی	رات	التغير		
		•	•	ومات	موسي	للكرو	ی ا	النسا	نجم ا	والم	سكل	الث	فی	رات	التغم		
																ب	31
777	•	•	•	•	•	•	٠	•	فتس	ن ا	تعيي	ـة	انظه	ور	تط		
٦٣٨	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	X	X -	ΧY	ام	نظ		
722						للجن											
											s	عث	س	ت	ب ۱	ب	Ji
701	•	•	•	•	•	طور	الت	: في	ومية	وموس	لكرو	1 6	غيران	الت	دور		
702	•	•	•	•	•	•	•	Ξ(,	نقصر	ت ال	حالا)	ابات	ئىسا	الاقتط	1	
700	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		ارات	كرا	التــــا	1	
775	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		• •	لابان	الإنقا		
777	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		الات		الانتة)	
											ئر	.	ادس		ب ال	ب.	JI.

التعدد المجموعي والتطور ٠٠٠٠

صفحة

٦٨٢	•						تأثيرات التعدد المجموعي على التركيب
٦٨٦	٠	•	•	•	•	•	توزيع متعددات المجموعات ٠٠٠٠
797	•	•	•	•	•	•	التعدد المجموعي ونشوء الأنواع ٠
٧٠٣	•	•	٠	•	•	•	التعدد المجموعي في الحيــوانات •
							البساب السسابع عشر
							التكاثر الابومكتي والتكاثر العذري
v · v	٠	•	•	٠	٠	•	التكاثر الابومكتى في النباتات •
۷۱۸	٠	•	٠	•	•	•	التكاثر العذرى في الحيوانات • •
							البساب النسامن عشر
							كلمة ختامية ٠ ٠ ٠ ٠
٧٢٠	•	٠	•	•	•	•	كشاف تعليلي ٠٠٠٠

لماذا مدا الكتاب

اتجهت الدولة حديثا لتعريب الدراسة فى الكليات غير النظرية التى درجت على تدريس مقرراتها واستخدام المراجع اللازمة لهذه الدراسة باللغة الأجنبية. كما اتجهت الى الافادة الى أقصى حد من الامكانيات المتاحة لنقل خير المراجع الأجنبية الى اللغة العربية بوساطة الكفايات العربية المتخصصة فى الترجمة والمراجعة والمراجعة

ولقد اختارت الجهات العلمية والتعليمية والثقافية الكثير من الكتب لترجمتها في مختلف فروع العلوم كالكيمياء ، والفيزيقا ، والجنيولوجيا والرياضيات ، والآلات والسكهرباء ، والمصادن والمحركات والنبات ، والزراعة والأحياء والحشرات والطب والاجتماع والتاريخ والتربيسة ، والتوجيسه المهنى ، والفنون ، والمسرحيات ، والاقتصاد المنزلى ، والتصوير الغ •

واختيار الكتاب الذي بين أيدينا والسيتولوجياوالوراثة السيتولوجية جاء وليد الدراسات المتصلة بين الهيئات العلمية في الجمهورية العربية المتحدة والهيئات العلمية التي نبت بينها الكتاب ؛ وهو من الكتب التي طلبها المجلس الأعلى للعلوم (سابقا) باعتباره مرجعا هاما يفيد منه طلبة كليات العلوم والزراعة والطب والصيدلة والمعاهد الزراعية العليا وكليات المعلمين والمدارس الزراعية وقد اختير لترجمته ومراجعته الدكتور محمد عزيز فكرى أستاذ الوراثة وعميد كلية العلوم جامعة الاسكندرية سابقا ؛ حلدكتور عبد الحليم الطوبجي أستاذ الوراثة بكلية الزراعة جامعة القاهرة لما لهما من خبرة ودراية بهذا الموضوع •

ويشمل الكتاب مقدمة للنواحى التاريخية لدراسة التركيب النباتى للخلية وانقسامها والاتحاد الجاميطي والنظرية الكروموسومية للوراثة كما

يضم عرضا مختصرا للقواعد المندلية , ويبين بالتفصيل التركيب النباتى المكروموسومات وسلوكها مع اعطاء العناية للدراسات التجريبية التى أجريت في العقد الأخير من هذا القرن • وهذا الكتاب سيكون ذا فائدة خاصة لأولئك الذين يعملون في المجالات المباشرة للسيتولوجيا وللوراثة والتطور وكذلك للذين يعملون في ميادين فسيولوجيا الخليةوالأجنةوالتقسيموالبحوث الطبية وتربية النبات والحيوان •

وليس ثمة جدال في أن أبناءنا الطلاب سوف يغيدون من هذا المرجم الوافي بعد أن تم نقله الى العربية خدمة للدارسين والقراء بوجه عام ٠

تبسنريم

بقسسلم الدكتسور حسسين سسسعيد وزير التعليم العسالي

يهدف علم الحلية _ أو السيتولوجيا _ نحو استجلاء ماتطويه الوحدات الخلوية للأحياء من شنتي المكنونات ، التي تتحكم في صفاتها وفي ســـاثر ماتتسم به من مميزات • فعما لا ريب فيه أن كل مايدب على الأرض من حيوان أو يستوطنها من نبات لا ينتج عند التزاوج الا مايشبهه من أفراد ٠٠٠ فهناك آلية وراثية كنا في الماضي نتلمس آثارها ولا نتبين مسارها ، وتتطلم الى نتائجها ونعجز عن تعليلها • ولم تكن آلية الوراثة هي وحدها التي عجز الانسان عن تبيانها ، بل كانت الحياة تزخر منذ أمد بعيد بغيرها من آليات لايمكن تفهمها أو اماطة اللثام عن أسرارها , ثم تفتحت أذهان الناس بتطور الزمان وتقدمت العلوم نتيجة لانفتاحها , وأصبحت الآليات التي كان يعتقد فيما مضى أنها عسيرة الحلول تتكشف في سهولة عن أسرارها بفضل تقمدم العلوم وازدهارها ٠٠٠ ولم يصل علم الخلية الى ماوصل اليه حاليا من رقى واكتمال الا بفضل خطوات تدريجيــة وفتوحات حاســـمة قام بها زمرة من العلماء على من الأعوام ، حتى أصبحنا الآن ، بفضل مابذلوا من مجهودات ، نتحكم في صفات الكائنات , فننتج بالتهجين وبالانتخاب أبقارا تكتنز بلحومها وتفيض بألبانها ، ونورث النباتات ماشاء لنا هوانا من صفات لنجعلها أصلب عودا وأشهد بنيانا وأغزر انتاجا وأكثر مقاومة للأمراض ٠٠٠ واستغلال مقومات علم الحلية , للتحكم في الصفات الوراثية للكاثنات , يعرف بالوراثة السيتولوجية • والهدف من هذا الكتاب _ كما يستدل من العنوان _ همو السيتولوجيا والوراثة السبتولوجية •

ويتناول هذا الكتاب تطور علم الخلية _ أو السيتولوجيا _ منذ القرن السابع عشر حين شاهد و روبرت هؤك ، خلايا الفلين ووصفها بأنها و أوعية

خالية ، حين لم يكن هناك أحد حينذاك على بينة بالتركيب الخلوى للكائنات الحية ، الى ماأبرزه حاليا المجهر الالكترونى وغيره من أحسلت الاستكشافات عما تطوية الخلية من نواة ، وما تحتويه النواة من خيوط هى الكروموسومات (أو الصبغيات) ، وما تحمله تلك الكروموسومات من جينات هى المحددة لسائر مايظهره الكائن الحى من معيزات ، بل أصبح من اليسير بوساطة الحرائط الكروموسومية تعيين المواضع الجينية لكل صفة فردية مما تتسم به شتى الكائنات من صفات ٠٠٠ وقد مضى على الانسان حين طويل من الدهر كان على بينة من أمر نواة الخلية ومكنوناتها الكروموسومية والجينية ، ولكن لسم تسعفه مداركه لايجاد العلاقة بين تلك المكنونات النووية وبين ماتتسم به الكائنات من شتى الصفات والمميزات ، فكان اكتشاف هسنده العلاقة بمثابة القبس الذى أنار الطريق أمام العلماء لاستغلال ماتمخض عنه علم الحلية من نتائج لتوجيه وراثية الكائنات لما فيه منفعة الانسان ورفاهيته !

وقد أظهر الكتاب في وضوح مامر به علم الخلية من مراحل تطورية من مرحلة وصفية ظلت حتى القرن التاسع عشر تتركز حول استجلاء مابداخل نواة الخلية من مكنونات ، وكيفية سلوكها أثناء الانقسام والاخصاب وتكوين الأجنة في بعض كائنات ، أما المرحلة التجريبية فلم تبدأ الا بعد اكتشاف مندل لتوارث الصفات في النباتات وما تبع ذلك من جهود لايجاد المعلقة بين آلية التوارث وماتحتويه النواة من مكنونات ، وقام مورجان ومساعدوه في بداية القرن العشرين ـ بما أجروه من تجارب على ذباب الفاكهة (المدروسوفيلا) على ابراز العلاقة الوثيقة بين الكروموسومات والوراثة ، كما أضاف وشريدر، بتجاربه على نبات الذرة سسيلا من المسلومات أنارت الطريق لتفهم كنه الكروموسومات وماتقوم به من دور هام في توارث الصفات ، وتقدمت الوراثة السيتولوجية بتقدم الوسائل التكنولوجية الحديثة التي أماطت اللثام عن طبيعة الجين وطريقت في التكاثر الذاتي ودوره في تقرير الصفات ، وكان استحداث الطفرة الجينية بالطرق الاسسعاعية وبالمركبات الكيميائية ذريعة المتحكم في صفات الكائنات ،

ويشتمل الكتاب على وصف عام للخلية من حيث اشتمالها وتراكيبها في شتى الكائنات ، ومن حيث منشأ وتركيب مايحيط بها من جدار وماتحتويه من سيتوبلازم ونواة وبلاستيدات ومواد جولجى وميتوكوندرات وفجوات وسنتروسومات ، كما اشتمل على وصف تفصيلي للانقسام الخلوى والاندماج بين الأمشاج ، ومايمر به الانقسام الفتيلي (الميتوزى) من أدوار ، ومايمر عنه

هذا الانقسام من معنى وأهذاف , وأما الانقسام الاختزال (الميوزى) فقد تناوله المؤلف بالدراسة الوافية لأنه يعمل على انتصاف عدد الكروموسومات عند تكوين الأمساج , وتلك الأمساج هي التي تتحكم باندماجها لتكوين الاقحات فيما تحمله الأفراد المنبثقة من تلك اللاقحات من صفات ٠٠٠ بل ولم يتبين المعنى البعيد والأهميسة الكاملة للدور الأسساسي الذي تقوم به الكروموسومات في توارث الصفات قبل ادراك التشابه بين انتقال الصفات الوراثية وسلوك الكروموسومات أثناء هسفا الانقسام وقد اهتم علماء السيتولوهيا حديثا بامكانية السيتوبلازم كمنطقة خلوية متحكمة ورائيا ، وأدخلت مصطلحات جديدة مثل الجينات البلازمية والجينات السيتوبلازمية المينات السيتوبلازمية المينات السيتوبلازمية السيتوبلازمية المينات السيتوبلازمية المينات السيتوبلازمية المينات المينات السيتوبلازمية المينات المينات المينات السيتوبلازمية المينات السيتوبلازمية المينات المينات المينات المينات المينات السيتوبلازمية المينات المينات

وقد أسهمت العلوم الفيزيائية والكيميائية بنصيب كبسير في اماطة اللثام عن التراكيب البنائية والكيميائية للكروموسومات ، مما يدل على مدى التعاون الوثيق بين علم الخلية وغيره من العلوم للكشف عن أسرار الآليسة الوراثية ، اذ استطاعت القلوم الفيزيائية تهيئة الوسائل البصرية من مجاهر الكترونية ومتباينة الأطوار الضوئية والمطيافات المجهرية ، كما استحدثت الطرق التشعيعية , وابتكرت العلوم الكيميائية التفاعلات الصبغية المختلفة الدرجات والنوعية والطرق الفوتومترية والهضه الانزيسمي والتحاليل الكيماوية , فدرست نتيجة لذلك بالتفصيل الميزات الشكلية للكروموسومات وعددها وأطوالها وطرق انتظامها ومدى التشابه بين المتماثلة منها ، وأزيم الستار عن مكوناتها الطولية من « الكرومونيمات » ، أو الأجزاء الكروموسومية الحاملة للجينات , بل وأمكن تبين مايحيط بهذه الكرومونيمات من مادة مغلفة تكون غير ملونة عادة ، كما هيأت تلك الوسائل الفرصة لاستجلاء مايعترى الكروموسومات من تغيرات تركيبية كالاقتضاب والتضاعف والانقلاب والانتقال والانفصـــام ، وما تقــوم به من تحركات وما يحــدث فيها من عبور وتكوين الكيازمات ، وأبانت الوسائل الكيميائية أن الكروموسومات تتكون رئيسيا من حامض الديزور ىبونيوكلييك والريبونيوكلييك وبروتينات قاعدية وأخسري حامضية ٠٠٠ كما عرفت كيميائية النويات وماتتضمنه الكروموسومات من مكونات ٠٠٠ ووجد كذلك أنه يمكن باستخدام مركبات كيميائية استحداث تأثرات وراثية سيتولوجية مماثلة لما تحدثه الاشعاعات ٠٠٠ واستغلت العلوم الفيزيائية لاستحداث أنواع من الشذوذ الكروموسومي ، وذلك اما بوساطة اشتعاعات مؤينة كأشبعة الفا وبيتا وجاما وأشبعة اكس والبروتونات والنيوترونات ، واما بأشعة غير مؤينة كالأشعة فوق البنفسجية ، مما أزاح الستار عن التأثيرات العسامة لهذه الاشعاعات على الخلايا وماتجدته فيها من

تغيرات لا سيما فيما يختص بالكروموسومات ، وآلية تأثير هذه الاشماعات ، وأثرها في استحداث الطغرات ٠

ووصل تطور علم الخلية والورائة السيتولوجية الى مرحلة حاسمة منذ المقد الخامس من القرن العشرين ، حيث تهيأت جميس الامكانيات للتكنولوجية المتقدمة وتفتحت الأذهان لتعريف الجينات ، واستغلال العبور والارتباط والطفرات لتبين مواضع الجينات وأحجامها وحدودها ومدى ثبوتها ، وأصبح من المسلم به بوجه عام بين غالبية الباحثين في الوراثة أن الطفرات الموقعية هي أحسد مسببات التغيرات الوراثية التي مردها تغير داخلي في الجزيئات الجينية ، وتداخلت عند هذه المرحلة قوى الاستنتاج بجانب الوسائل الفيزيائية والكيميائية لتعزيز تفسير الآلية الوراثية ، فليس هناك مثلا وسيلة فيزيائية أو كيميائية يمكن استغلالها حاليسا لتبين التغيرات الداخلية في الجينات ، الا أن الاستدلال على وقوع الطفرات الموقعية ـ نتيجة لتغيرات جينية داخلية ينبع من قابليتها للارتداد ٠٠٠ وازدادت معرفتنا بالجينات باتساع افق تفكيرنا وقوة استنتاجنا لمعنوية التأثيرات الاشتعاعية ودلالة العبور والارتباط ، ووضع أن المظهر المتحكم فيه وراثيا لا يعتمد فقط على الجين وحده ، بل كذلك على طبيعة ما يجاوره من كروماتين وجينات ٠

وعلم السيتولوجيا ، مثله كمثل غيره من العلوم ، نشأ هزيلا يتعثر في خطواته ويتخبط في عثراته ، ثم استوى قائما قويا بعد أن تقدمت أساليبه واستوت مقوماته , وبعد أن كانت مكنونات نواة الكائنات الراقية هي محور الدراسات السيتولوجية امتدت أهدافها الى مادونها من أبسط الكاثنات ، من فطريات وبكتبريا وفيروسسات ، فأماطت اللثام عن تركيب أنوية الفطريات والبكت ريا وآليات توارثها ، وثبت أن حدم الكائنات الدقيقة تعد بمثابة أدوات تجريبية سيتولوجية أجزل نفعا من خلايا الكائنات الراقية في تحليل المسارات الأيضية الناتجة عن تحكم ما في كروموسوماتها من جينات ٠٠٠ وأمكن استغلال النحكم الجيني في النشساط الانزيمي لهذه الكائنات استغلالا تطبيقيا , وذلك بايجاد سلالات مطفرة منها لانتاج مواد أيضية ذات صبغة صناعية أو لتوجيه مسارها الأيضى لما فيه مصلحة ورفاهية الانسان • وبسبب أن البكتريا والفروسات تكون أكثر طواعية من الكائنات الراقية للاستجابات الفيزيائية والكيميائية ، فإن الدراسات التي أجريت عليها أماطت اللثام عن الأســاس الكيميائي للوراثة والتطور , من حيث طبيعة مايقوم به من عمليات التخليق البيولوجية وبطبيعة تحكم الجين وبعمله وبمعدلات استحداث الطفرات واتجاهاتها وبتكوين الاتحادات الجديلة للجينات. وان ماذكرت هو عرض عام لبعض محتويات هذا الكتاب ، وفيما توخاه من ابراز أساسيات علم السيتولوجيا وبيان العلاقة بينه وبين فسيولوجية ووراثة وتطور الكائنات ، ويمكن أن نستشف خلال صفحات الكتاب مابذله المؤلف من محاولة ضمنية لاظهار فلسفة علم السيتولوجيا كأحد العلوم الوصفية والتجريبية ذات الصلة المباشرة باقتصاديات الانسان ، ونحن أحوج مانكون في نهضتنا الحالية الى الاستفادة من الأسس السيتولوجية للوراثة لتطبيقها في مجال تربية النبات والحيوان ، للتوسع الرأسي في انتاجنا الحيواني والنباتي عن طريق استنباط أفضل السلالات ٠

مقسعمة الكتاب

يجمع هذا الكتاب على نحو متكامل الاكتشافات الخاصة بمورفولوجيا وسلوك وفسيولوجيا الخلية وكيميائها الحيوية التى جمعت تحت المصطلح العام و سيتولوجيا » ثم يبحث بعد ذلك عن علاقتها بالوراثة والتطور ٠٠ وللوصول الى ذلك يمكن سلوك عدد من السبل ولا يحتمل أن يتفق مؤلفان تماما على ترتيب العرض أو على الموضوعات التى يجب ابرازها أو الأمثلة التى تستخدم للتوضيح ٠ الا أن الأمل معقود في أن تعكس محتويات هذا الكتاب أكثر من مجرد نزعات المؤلف وموضوعات اهتمامه وأن تنقل هذه الاحاطة الى القارى و الاكتشافات المثيرة والحافزة التى برزت الى النور في السنين الأخيرة ، وبالأخص على المستوى التجريبي ٠

وفى العادة ينظر الى باحث السيتولوجيا على أنه باحث وصيفى فى المورفولوجيا ولاتزال هذه النظرة صحيحة ولكن مع توالى الكشف عننواحى التركيب البنائى والوظائف الخلوية التى تقع داخل أو خارج حدود المجهر عن طريق ابتداع طرق فنية أو أجهزة جديدة أخذ يزداد الوضوح بأن التنظيم الموضعى للخلية وأجزائها حتى على المستوى الجزيئى ليس عشوائيا بتاتا ، حيث أن الوظيفة المنتظمة تتطلب التنظيم المرتب وتتوافر هنده الظروف بالرغم من أن الخلية الحية منظمة ديناميكية مرنة وليست منظمة جامدة ثابتة وعلى هنذا المستوى الجزيئي تصبح السيتولوجيا وفسيولوجيا الخلية غير مميزتين عمليا و ولا نستطيع حتى الآن أن ندعى على وجه مؤكد أنه يمكننا اختزال آية مشكله بيولوجية الى الأبعاد والنشاط الجزئيين ولكن الخطوات التقدمية السريعة بل الثورية قد وضعتنا على مدخل علم حديث للبيولوجيا حيث يمكن تصوير بناء ووظائف الخلية فى الأيض والوراثة والتطور على نحسو يمكن تصوير بناء ووظائف الخلية فى الأيض والوراثة والتطور على نحسو

وقد كانت علاقة باحث السيتولوجيا بباحث الوراثة أوثق واطول منها بباحثى الكيمياء وفسيولوجيا الخلية • والى جانب أن الخلية هى الوحدة الحيوية للتنظيم البيولوجى ، فهى أيضا الجسر المادى بين الأجيال • ويعين

التركيب البنائي للخلية وسلوكها وعلى وجه خاص للنواة وللكروموسومات دون غيرها ، طوابع الوراثة ، ويهيئ فهمها وتقييمها في صورتيها العادية والشاذة مكملا ماديا للدراسات على المستوى الكيميائي ، ولذلك فان عنايتنا ستكون مركزة على الكروموسوم والأجزاء المكونة له (الجيئات) وتكسون المشكلة المعروضة هي : كيف أن المواد الكيميائية التي تؤلف النسييج الكروموسومي تكاثر نفسها مرة في جيل خلوى في حدود ضيقة جدا من الخطأ ، يمكنها أن تقود أوجه النشاط الضرورية للخلية وتحكم انتقسال العوامل الوراثية وتهيئ التباين الذي تعمل عليه قوى التطور ؟ ولا نستطيع للآن بحث هذا الموضوع على نحو كيميائي فقط كما أنه لا يمسكن بحث الكروموسومات وحدها بعيدا عن بيئتها الخلوية ، ولذلك فلابد من أن نقنع أنفسنا بفحص كل ما يتوافر لدينا من بيانات سواء كانت مادية أو كيميائية ،

وهناك حاجة ملحة لوجود كتاب يسأل عما تم عمله وعما لم يتم ويؤكد الاتجاهات التى تؤدى اليها البحوث الحالية والمستقبلة و ولصياغة الموضوع بطريقة مختلفة نوجه الى أنفسنا الأسئلة التالية « ما هو الكروموسوم ؟ » وماعمله ؟» وملاذا يقوم بما يعمل ؟» وبالطبع مع تذكرنا داغًا أن هذه الأحداث وأوجه النشاط تجرى باستمرار داخل بيئة خلوية منظمة وللاجابة عنهذه الأسئلة يلزم ألا نبحث النواحى الوراثية والوراثة السيتولوجية للكائنات الراقية فقط ، ولكن يجب أن نبحث أيضا هذه النواحى في الكائنات الدقيقة والغيروسات بالرغم من أن تنظيم موادها الوراثية وحالتها مازالت غامضة وسيلاحظ القارى أن قليلا من الاجابات المحددة يمكن اعطاؤها ، ولكنا نعتقد أن هذه المناقشات ستكون ذات فائدة لأولئك الذين يعملون في المجالات فسيولوجيا والوراثة والتطور وكذلك للذين يعملون في ميادين فسيولوجيا الخلية والأجنة والتقسيم والبحوث الطبية وتربية النبسات والحدوان و

وتقع المحتويات ، طبيعيا في ثلاثة أجزاء ، ويهيئ الجزء الأول ،الذي يشمل الأربعة الأبواب الأولى ؛ مقدمة للنواحي التاريخية ولدراسة التركيب البنائي للخلية وانقسامها والاتحاد الجاميطي والنظرية الكروموسوميةللوراثة ويشمل أيضا عرضا مختصرا للقواعد المندلية ، ويبحث الجزء الثاني ويشمل الأبواب من ٥ ـ ١٢ ، بالتفصيل التركيب البنائي للكروموسومات وسلوكها مع اعطاء العناية للدراسات التجريبية التي أجريت في العقد الأخير من السنين والتي كانت ذات أثر أعظم في ارساء أساس مادي وكيميائي سليم للفهم والتفسير ، ويتناول الجزء الثالث ، ويشمل الأبواب من ١٣ ـ ١٧ ، تطور

الأنظمة السيتولوجية • وستتيع المراجع العديدة للقارى، أن يتابع أيا من الموضوعات التي بحثت وذلك الى أي عمق أو اتساع مرغوب •

وأنه لمن دواعى سرورى عند تقديم هذا الكتاب أن أسجل العرفان بالمساعدات القيمة اثناء تحضيره • فقد قرأ الأستاذ م • م رودز النسخة الخطية بكاملها وكان مصدرا دائما للتشجيع والمساعدة • على أن أى أخطاء أو تفسير خاطىء لحقيقة أو نظرية هى مسئوليتى وحدى • وقد خففت الأعباء الملقاة على عاتقى الى حد كبير المساعدات الفوتوغرافية من السسيد شارلز وبر والأعمال الكتابية التى قامت بها الآنسة سالى همرى والآنسة جوزفين شايرز •

كما كان الكثيرون غاية في الكرم بسماحهم لى بالانتفاع بأشكالهمغير المنشورة أو المسجلة ، فالى جميع هؤلاء الأفراد والى دور النشر التي نوه عنها عظيم شكرى حقا •

وانى لأتهم بالاحمال اذا أنا لم أعلن مديونيتي لعائلتي المباشرة وجامعتي وزملائي وطلبتي فقد كان تشجيعهم وتعضيدهم آياي من ألزم الضروريات ، وكانوا في جميع الأوقات السند والعون •

کارل ب ۰ سوانسون

الباب الأول

مقرمت

نستطیع آن نشبه آی علم بالنهر ، له بدایته المتواضعة التی یکتنفها الغموض ، وله سهوله المنبسطة یتهادی خلالها فی بطء ، وله مساقطه التی ینحدر منها فی سرعة و کما تمر به اُرقات ضحل ، فان له فترات امتلاء وفیض غزیرین ؛ فهو یزداد تدفقا بما ینطلق فیه من بحوث العلماء وینسبب الیه من روافد جدیدة للفکر ، فیزداد غورا ویتسع میدانا بما یزخر به منالآراء والتعمیمات التی تنشأ وتضاف الیه تدریجا و وقد تغترف منه اثناء سیره قدما انظمة آخری من انعلوم ، فتغمر میاهه نواحی شاسعة من التجارب والتطبیق العملین وینتهی به المطاف فیصبح غیر مقید بمجری ضیق محدود بل تنبسط مادته لتصبح جزءا من کیان فکری اوسع مدی واعم شمولاکعلم الأحیاء او البیولوجیا الذی تحن بصدده الآن و

ويعتبر عام ١٦٦٥ بداية للسيتولوجيا أو علم دراسة الخلية ، وهو العام الذى شاهد فيه الانجليزى روبرت هوك لأول مرة ؛ خلايا الفلين ووصفها بأنها « أوعية خالية » • ثم تبع ذلك سلسلة طويلة من الدراسات التى تشير الى اعتبار الخلية وحدة للتنظيم البيولوجى • وهو رأى تبلور فى باكورة القرن التاسع عشر على هيئة « نظرية الخلية » • وبمجرد اعلان فيرتشو عام القرن التاسع عشر على هيئة « نظريا الخلية » • وبمجرد اعلان فيرتشو عام اتخذت البحوث اتجاها جديدا ربط أولا بينها وبين علم الأجنة ؛ ثم ربط ثانيا فى مستهل القرن العشرين بينها وبين علم الوراثة • كما أن التقدم فى السنين فى مستهل القرن العشرين بينها وبين علم الوراثة • كما أن التقدم فى السنين فى الفيزيقا والكيمياء الحيوية وفى الطرق الفنية الدقيقة للبحث (ميكروتكنيك) فى الفيزيقا والكيمياء ، كان باعثا على انبثاق احتمام شديد بكيمياء الخلية وبالتركيب البنائي الدقيق للخلايا ، مما أدى الى أنه لم يعد يعتبر السيتولوجيا وفسيولوجيا الخلية نهجين علميين متميزين يختلف الواحد منهما عن الآخر واستطاع هذا المجرى الفكرى ، بعد اتساعه وشموله ، أن يغذى بدوره علوما واستطاع هذا المجرى الفكرى ، بعد اتساعه وشموله ، أن يغذى بدوره علوما

أخرى من علوم الأحياء ، كالتقسيم والتطور وتربية النبات والحيوان مثلا · كما حفز على اجراء مراجعات عميقة للكثير من الآراء في قطاعات مختلفة للفكر مثل الاجتماع والفلسفة ·

ولقد جرت العادة عند الكلام عن السيتولوجيا من الناحية التاريخية أن نميز بين الحقبة الأولى التقليدية (الكلاسيكية) التى امتدت خلال القرن التاسيع عشر وأرسيت خلالها أسس السيتولوجيا وبين الحقبة الحديثة التى مهد لظهورها اعادة اكتشاف دى فريز وتشرماك وكورنز عام ١٩٠٠ للقواعد المندلية على أنه قد يكون من الأوضع لأغراضنا الحالية أن نعتبر أن السيتولوجيا قد بدأ بحقبة وصفية طويلة تطورت خلال العقد التاسع من القرن إلتاسع عشر الى الحقبة الحديثة التجريبية ٠

الحقبة الوصــفية

ان باحث السيتولوجيا هو أساسا باحث في المورفولوجيا ، فهو كباحث علم الأنسجة أو علم التشريح يحاول استخلاص مدلولات للكيفية التي تبنى بها الأشياء • وبالطبع كان المجهر هو الذي مكن لروبرت هوك في عام ١٦٦٥ من أن يرى خلايا الفلين لأول مرة ويصفها ، حيث ان دراسة الكيفية التي تبنى بها الخلية غير ميسورة بالحواس المجردة ، ولذا كان مولد علم الخلية ونبوه مرتبطين بالتقدم في صناعة الأجهزة البصرية القوية التكبير والعالية في قوة الاظهار •

ورغما عن تزايد المشاهدات المفصلة التي توافرت ، بفضل ما أدخل على المجاهر من تحسين في آدائها وما وصلت اليه وسائل البحث من دقة ، خلال فترة قرن ونصف تلت ، فان علم الخلية لم يعترف به كفرع مميز للمورفولوجيا ، الا بعد أن ظهرت آراء خاصة به يتسم بها ، وكانت نظرية الحلية أول هذه الآراء ، وترتبط عادة باسمي شليدن وشفان ، وهي التي بين خطوطها شليدن عام ١٨٣٨ في كتابه « موضوعات عن تكوين النبات » ،

وكان ميربل وتوربين وماين وفون مول أول من أدركوا بوضوح الأهمية الأساسية للخلية فى التنظيم البنائى فى النباتات وفى الحيوانات على السواء، وأول من فهموا بصفة عامة تماما ، أن الخلية تنشأ نتيجة لعملية انقسام

مقــــبمة ٣

(كونكلين ١٩٣٩ أ ، ب) • وكان التأييد الصريح الذي أبداه شليدن لنظرية الخلية باعثا على قبولها ، كما كانت الخطوة الكبرى التالية هي نظرية فيرتشو الخاصة بتسلسل الخلايا والتي قدمها عام ١٨٥٨ • وقد أكسبت ملاحظات فيرتشو نظرية الخلية قوتها وأثرها فيما يختص بالتوارث والتكوين والتطور • ومادامت الخلايا الراهنة قد نتجت من أخرى سابقة فان جميع الخلايا يرجع تسلسل أسلافها الى الوراء في خط متصل حتى الخلية الأولى •

وقد هيأت هاتان النظريتان الدافع لدراسة انقسام الخلية بالتفصيل • وكانت بحوث بوتشلاى ولآسيما تلك التي تتعلق بنضج البيضة واخصابها افتتاحا لعقد من السنين كبير الأهمية • ومنذ ذلك الحين ، عام ١٨٧٦ . أصبح معنى انقسام الخلية وما ينطوى عليه من ملابسات ونتائج واضمسحا جلياً • كما بين هرتفيج أن اخصاب بيضة قنفذ البحر يشمل اندماج نواة البيضة بنواة الحيوان المنوى • وقد أوضع شتراسبرجر أن هذا ينطبق على النباتات أيضا ووصف فلمنج عام ١٨٨٢ تفاصيل الانقسام الميتوزي وأطلق الاسم كروماتين على أجزاء النواة القابلة للاصطباغ • وهوالذي اكتشف الحقيقة بأن الكروموسومات تنشق بطريقة طولية أثناء انقسام الخلية • وقدم والداير لأول مرة عام ١٨٨٨ الاسم كروموسوم • وفي عام ١٨٨٤ بين فان بندن وهويزر أن الانعماف الطولية للكروموسوم تمر أثناء انقسام الخلية الى الخليتين الشقيقتين الناتجتين • وفي نفس العام ، أشار فان بندن الى أنه في عملية الاخصاب يسهم كل من البيضة والحيوان المنوى الى الزيجوت بعدد متساو من الكروموسومات • واختص رو وفايزمان بتقديم تفسير هذه الاكتشافات وما تتضمنه من آثار على الوراثة والتطور وذلك على مستوى نظرى بحت • ومن ثم نشأ الرأى بأن التوارث هو نتيجة استمرار الاتصال الوراثي بين الخلايا عن طريق الانقسام ، وأن الحلايا التوالدية تؤلف الجسر المادي الذي يصل بين الأجيال المتعاقبة •

ان مؤلاء الباحثين وعددا آخر غيرهم ممن سيأتى ذكرهم فيما بعد ، هم الذين يجب أن يطلق عليهم لقب الآباء الأولين لسيتولوجيا النواة ، تماما كما يعرف يوهان جريجور مندل ، بالفهم الحديث ، بباحث الوراثة الأول (ويلسون ١٩٣٥ وشارب ١٩٣٤) . •

الحقية التجريبية

كان أ • هرتفيج ، ور • هرتفيج هما أول من وضع مبادى السيتولوجيا التجريبية عام ١٨٨٧ بما قاما به من دراسات تحليلية لعملية الاخصاب • وفى ذلك العام أيضا ظهر أول أجزاه سلسلة بوفرى المشهورة و دراسات خلوية ، (جولد شمدت ١٩١٦) • واستثرت السيتولوجيا الوصفية ومازالت وجهة هامة من وجهات البحث • وقد هيأت هذه المؤلفات التحليلية المدققة السبيل لدراسات حققت التكامل بين علوم الخلية والأجنة والوراثة والتطور •

وفي خلال الفترة الأولى من الحقبة التجريبية ، أي من عام ١٨٨٧ الي عام ١٩٠٠ ، بقى علم الخلية متصلا اتصالا وثيقاً بعلم الأجنة التجريبي • وكانت المواد المفضلة لاجراء الدراسات مي بيض قنافذ البحر والاسكارس • فبدأت هذه الفترة بدراسة هرتفيج وهرتفيج سلوك بيضات قنفذ البحر بعد تجزئتها أو نزع النواة منها • كما درس ويلسون وكونكلين في أمريكا وبوفري ورو ودريش وغيرهم في أوروبا أنسال الخلايا وتسلسلها بعضها من بعض وكذلك طوابع انقساماتها والعلاقة أو التوازي بين البلاستومرات وما يقابلها من الأعضاء والتحديد الموضعي السبقي للأجزاء الجينية نتيجة للتميز الذي يجرى بالمادة السيتوبلازمية الأساسية في البيضة • وكشفت هذه الدراسة عن أن جميع النويات التي توجد في الجنيل وهو في أول نموه ذات فاعلية وراثية واحدة ، وذلك حتى في الأنواع التي تتميز انقساماتها بطابع دقيق التحديد مثل (النيريس والسيرابراتيولوس) وأن ما يحدث من تنظيم للأجزاه في المراحل التي تلي ذلك انما هو نتيجة للتفاعلات الخلوية • ولكي يفسر فايزمان وتابعوه هذه المشاهدات افترضوا أن مواد وراثية معينة ، موجودة أصلا بالبيضة المخصبة (ويحتفظ بها دون تخفيف خلال نسيلة الخلايا التوالدية) تتوزع بدقة الى أماكن متفرقة من الجسم حيث تتولى قيادة تكوين الطرز الخاصة من الحلايا والأعضاء • ولكي يفسر دريش نفس الحقائق ابتكر الرأى الروحي ـ القائل بوجود الروح ـ وهي قوة خفية غير آلية تهييء استمرار وتوافق عمليات التكوين خلال حياة الكائن ، وقد أهملت منذ ذلك الوقت هاتان النظريتان •

ولم يحجب التقدم الذي أحرزه علم الأجنة التجريبي الدراسات الخاصة بالنواة • وتوصل فايزمان وشتراسبرجر وكاليكر وأ • هرتفيج ، كل منهم

مستقلا عن الآخر في عام ١٨٨٥ الى أن مادة الكروماتين المكتشفة حديثا في ذلك الوقت هي الأساس المادي للوراثة وفي عام ١٨٨٨ قسلم بوفري متبعا رابل ، آراءه عن الشخصية الفردية للكروموسومات ، وهو موضوع واصل بوفرى البحث فيه بعد ذلك بتفصيل أوسع عن طريق دراسسة الانقسامات الميتوزية المتعددة الأقطاب في البيض المخصب بحيوانين منويين وكذلك اشترك بوفرى مع ويلسون وفان بندن في ابراز أهمية اكتشاف فلمنج الخاص بدوام السنتروسومات وتعيين منشأ هذه الأجسام ودورها في الاخصاب. كما توصل بوفرى ، عن طريق دراسته لاخصاب بيض نوع من قنفذ البحر منزوع منه النواة بحيوانات منوية من نوع آخر ، الى الاعتقداد بأن ظهور صفات الأب في البرقات الناقصة دليل على ما للنواة من أثر في الوراثة والتكوين ، ثم أخذت هذه الدراسات التجريبية في تقديم بيانات متجزئة غير متصلة تدعم الغرض الذي قدمه رو (١٨٨٣) من قبل ، بأن الكروموسومات ليست هي فقط ذات الأهمية في تحديد تكوين الفرد وتوجيه فسيولوجيته ومورفولوجيته بل والأجزاء المفردة أيضا الموجودة بكل كروموسوم (الجينات المرتبة طوليا) ،

ولقد كان ويلسون ، المعروف بقدرته الفائقة على تجميع النتائج والمعلم الملهم والباحث القدير ، هو الذي نجح (١٨٩٦) في جمع وتنظيم المعلومات السيتولوجية والجنينية التي كانت معروفة في عهده في كتابه الكلاسيكي د دور الخلية في التكوين والوراثة » (مولر ١٩٤٩) • ومع أن قواعد مندل للوراثة لم يكن قد أعيد اكتشافها بعد ، فقد حدد ويلسون في جلاء بدايات (الوراثة السيتولوجية) و (نظرية الكروموسومات في الوراثة) في عبارته: ان الكروموميرات (الحبيبات الصبغية) التي ترى على الكروموسومات هي، في غالب الأمر ، أكبر كثيرا من « وحدات الانقسام النهائية » • وأنه لابد وأن يكون لهذه الوحدات النهائية القدرة على التمثيل والنعو والانقسام دون فقد لصفتها النوعية • ولا نستطيع اليوم أن نضيف الى قول ويلسون هذا ، الا يعطل ذلك من مقدرتها على التضاعف • كما أن دريش أيضا قد ضرب على نغمة بعطل ذلك من مقدرتها على التضاعف • كما أن دريش أيضا قد ضرب على نغمة بالجينات) تضفى تأثيرها على الخلايا عن طريق انتاج انزيمات معينة خاصة أو نتيجة لسيطرتها على هذه الانزيمات ،

ومع تعول الرأى فى هذا الاتجاه ، لم يكن عجيبا أن تكوناعادة اكتشاف دى فريز وتشرماك وكورنز لقواعد مندل بمجرد انتهاء القرن الماضى _ وهو اكتشاف جاء فى وقته تماما _ باعثا على بدء ظهور مرحلة ثانية من السيتولوجيا التجريبية أسفرت عن اندماج جديد وكان الاندماج هذه المرة مع علم الوراثة ونشأ عن ذلك علم هجين هو الوراثة السيتولوجية أخذ عن علم الوراثة وجهة النظر الكمية والفسيولوجية وعن السيتولوجيا وجهة النظر النوعية والمادية الوصفية .

وبحلول عام ١٩٣٥ كان الاصدار الثالث لكتاب ويلسون « دور الخلية في التكوين والوراثة » قد ظهر ، وكانت خيوط الحقائق في كل من الوراثة والسيتولوجيا قد نسجت معا في نسيج متين سليم المنطق هو « نظرية الكروموسومات في الوراثة » ويرجع الفضل في اضافة كثير من التفاصيل الدقيقة الهامة الى باحثى الدروسوفلا من مدرسة مورجان (١٩١٠ – ١٩٢٠). كما هيأ ولايزال يهيى اكتشاف فائدة استعمال الكروموسومات العملاقية (١٩٣٣) في خلايا الغدد اللعابية لحشرة الدروسوفلا في البحوث الوراثية السيتولوجية ، وادراك قيمة التعدد المجموعي للكروموسومات سواء منه المكتمل أو غير المكتمل كوسائل وراثية سيتولوجية ، واستعمال نبات الذرة في الدراسات الوراثية السيتولوجية سبلا جديدةللتقدم نحوتفهم الكروموسوم وادراك أهميته سواء في الانقسام الخلوي أو في التوارث (شريدر ١٩٤٨) وقد عمل هذا على تقوية وتدعيم نظرية الكروموسومات في الوراثة وتفصيلها وستبحث هذه النتائج الجديدة في أبواب قادمة) •

والطور الثالث للسيتولوجيا التجريبي ، وهو امتداد للعراسات السابقة ، هو المرحلة الحالية التي أخذ يزداد وضوحا فيها ادراك أن الموضوعات الأساسية الكبرى في الوراثة السيتولوجية هي :

- ١ _ طبيعة الجين ٠
- ۲ ـ طریقته فی التکاثر الذاتی ۰
- ٣ _ كيفية أداء عمله في تقرير الصفات ٠

ويبدو أن الاجابة عن هذه المسائل التي لم تتوافر الاجابة عنها للآن تعتمد على معرفة أكثر تفصيلا مما نملكه الآن فيما يتصل بميكانيكيات

نقسيمة ٧

الكروموسومات وكيميائها وفسيولوجيتها • ولهذا أخذ المستغلون بالورائة السيتولوجية يتجهون ، كلما بدا أن أى تقدم آخر بالوسائل التقليدية قد توقف ، الى العلوم الفيزيائية والكيميائية للعثور على وسائل جديدة وطرق للبحث قد تهيىء لهم سبلا جديدة للتقدم • ولقد أخذت أجهزة جديدة كالمجهر الالكتروني ومجهر تباين الطور الضوئي طريقهما الى الكمال ، ولكن ابتكار طرق فنية جديدة للبحث كان أهم كثيرا من ذلك •

ولقد بين مولر وستادلر في سنتي ١٩٢٧ و ١٩٢٨ ، كل منهما مستقلا عن الآخر أنه يمكن استعمال أشعة X في زيادة معدل حدوث الطفرات في الكائنات عدة مرات • وسرعان ما اتضع أنه بهذا الاكتشاف ، قد توافرت وسيلة لاستحداث عدد غير محدود تقريبامن التغيرات الجينية والكروموسومية ، يمكن استخدامها في دراسة مجموعة واسعة التنوع من المسائل الوراثية السيتولوجية ، وأعقب هذا الاكتشاف ما قام به كاسبرسون عام ١٩٣٦ من بحوث أثارت الانتباه الى الحقيقة بأنه يمكن اجراء دراسات كمية ونوعيسة للخلية سواء الحية منها أو الميتة عن طريق مطياف الأشعة فوق البنفسجية وذلك لأن الجزيئات المعينة تمتص أطوالا خاصة بها من الموجات الضوئية • وقد بين أن البروتينات النووية الموجودة بالكروموسومات تحدث امتصاصا قويا في المنطقة الطيفية للأشعة فوق البنفسجية القصيرة • كما ابتدعت طرق اضافية للبحث كاستعمال الصبغ النوعي والهضم الانزيمي للكروموسومات، وطرق أخرى حديثة لفصل وتجزئة مكونات الخلية بوساطة القوة المركزية الطاردة هيأت اجابات وأن لم تكن قاطعة الا أنها ساعدت على الأقل على ادراك التعقيدات الكيميائية الخلوية التي تصحب السلوك الكروموسومي وأداءالجين لعبله ٠

وان في تقسيم حقبة السيتولوجيا التجريبية على هذا النحو ، الى ثلاث مراحل تميزت الأولى منها بالتحالف مع علم الأجنة والثانية مع علم الوراثة والثالثة مع علمي الفيزياء والكيمياء ، فيه تأكيد اضفاء الاهتمام بالاتجاهات السائدة فقط ، أما السيتولوجيا في حد ذاته ، كملم يبحث في تفهم الخلية على أنها وحدة مادية وكيميائية وبيولوجية للتنظيم فقد تقدم تقدما مطرداوكان كل تالف جديد مع أحد العلوم المتصلة به يعمل على تقوية وتوسيع معلوماتنا.

أجهزة ووسائل للسيتولوجيا أكثر حداثة

استخدم باحثو السيتولوجيا الأولون طرق التثبيت ومختلف الأصباغ ذات الدرجات المتباينة من النوعية ٠ كما استعانوا بأجهزة بصرية قياسية تستخدم الضوء المرئى كمصدر للاضاءة (شكل ١ – ١) ولا حاجة بنا هنا الى وصف هذه الوسائل بالتفصيل حيث أنها قد عولجت بعناية في كتب أخرى يسهل الرجوع اليها ٠ على أنه يجدر بنا أن نشير الى أنه بتقدم صناعة المكثفات الضوئية الخالية من الزيغ الكرى والعدسات الشيئية عديمة الزيغ الكرى والكرى والعينيات المعوضة كان المجهر الضوئي في مستهل القرن الحالى قد بلغ ما يقرب من الكمال ٠ ولما كان من المعروف أن طول موجة الضوء المستعمل عامل محدد لقوة الاظهار ، فان أية زيادة في الاظهار لا يمسكن الحصول عليها الا باستخدام مصادر للاضاءة أكثر تحقيقا للغرض ٠

ويملك باحث السيتولوجيا اليوم مخزنا عامرا بأسلحة للبحث أكثر تنوعا مما كانت عليه من قبل • وتقع الأجهزة الحديثة في ثلاث مجموعات :

(۱) تلك التى تعطى قوة أكبر من الاظهار ° (۲) تلك التى تمكن من تعريف ما بداخل الخلية من أجسام مختلفة عن طريق تباينها فى امتصاص موجات ضوئية ذات أطوال معينة ° (۳) تلك التى يمكن بها عن طريق اختلاف تباين الطور الضوئى فى الأجسام ، ابراز المعالم البنائية لهنه الأجسام والتى ، لولا ذلك ، كانت تظهر متجانسة عند رؤيتها بالمجهسر العادى °

المجهسر الالكتروني

حقق ابتكار المجهر الالكتروني زيادة كبيرة في قوة الاظهار (انظر ويكوف ١٩٤٩) • وقد سبقت الاشارة الى أن طول موجة الضوء الذي يضيء الأجسام المفحوصة هو الذي يعين الحد الأدنى المطلق للرؤية الواضحة • فالأجسام التي يقل قطرها عن نصف طول موجة الضوء المستعمل لا يمكن اظهارها ، أي لا يمكن رؤيتها كأجسام منفصلة بعضها عن بعض • وتقوم هذه النتيجة على اعتبارات نظرية كما تقوم على اختبارات عملية • وبما أن طول موجة الضوء الأزرق يبلغ نحو ٤٠٠٠ ملى ميكرون) فان

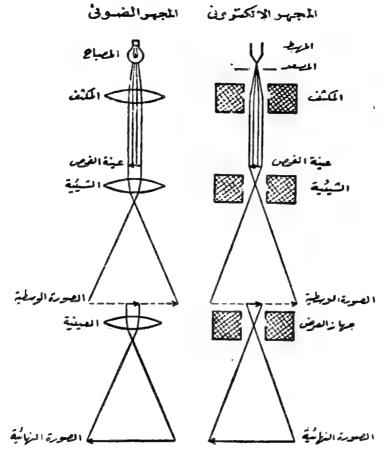
مقسدمة ٩

المجهر الضوئى لا يستطيع اذا ، في أحسن الظروف الضوئية ، أن يفصل بين جسمين يبعد الواحد منهما عن الآخر مسافة تقل أكثر عن ٢ر٠ ميكرون ٠ وحيث ان طول موجة الضوء فوق البنفسجي أقصر من الضوء المرئى فيمكن باستعماله زيادة قوة الاظهار بعض الشيء ولكنها زيادة ليست كبيرة ٠

ويتغلب طراز من المجاهر الالكترونية على هذه العقبات الضوئية بتمرير الكترونات خلال الجسم المراد فحصه في طريقها الى لوحة تصوير ضوثي حساسة ، وينعكس تباين العتمات بداخل الجسم في صورة طابع تباينسي للالكترونات التي نجحت في المرور الى اللوحة خيلال الجسم • ويبلغ عيادة طول موجة الالكترونات المستعملة في الوقت الحاضر في المجاهر الالكترونية أقل من ١٠٥ من الانجستروم • ونظـرا لما تحمله الالكترونات من شــحنة كهربية فانه يمكن تبئيرها (تجميعها) باستخدام مجالات كهربية أو مغنيطية (شكل ١ ـ ١) فيتألف بذلك جهاز للاظهار له القدرة على الكشف عن دقائق التركيب الداخلي للجزيئات • وتتوقف قوة التكبير التي يمكن أن يصل اليها هذا الجهاز على ضغط التيار المستعمل ، حيث أن قيمة ارتفاع ضعط التيار المستخدم في دفع الالكترونهي التي تحدد طول موجته ٠ ويمكن للمجهر الالكتروني من الطراز النفاذي تحت الظروف المثالية ، أن يظهــر أجساما يبعد بعضها عن البعض ثمانية انجسترومات وهذه زيادة تصل الى أكثر من مائتي مرة عما يمكن الحصول عليه من أحسن مجهر ضـــوثي ٠ ويستخدم المجهر الالكتروني من طراز المجال الانبعاثي مهبطا مكونا من ابرة دقيقة جدا يطل طرفها بغشاء أحادي الطبقة من ذرات أو جزيئات المادة المراد دراستها (ميولر ١٩٥٣) فيتسنى بذلك اظهار الذرات المفردة وتحسديد ترتيبها المكانى في الجزيئات •

ورغم أن المجهر الالكترونى قد كشف كثيرا عن كيفية بناء الأجسام الحية (شكل ١ ـ ٣) الا أنه لاتزال هناك عقبتان تحدان من استعماله فى دراسة الكروموسومات الأولى : هى أن الالكترونات يجب أن تمر خلال جهاز مفرغ من الغازات ، الأمر الذى يتطلب أن تكون المحضرات المجهرية تامة الجفاف • والثانية : أن قوة النفوذ الضعيفة للالكترونات تتطلب أن تكون المحضرات رقيقة للغاية (١ر • من الميكرون أو أقل) ـ ومع أنه قد ابتكرت حديثا وسائل للقطع والطمر تسمع بتحضير قطاعات بالغة فى الرقة ، الا

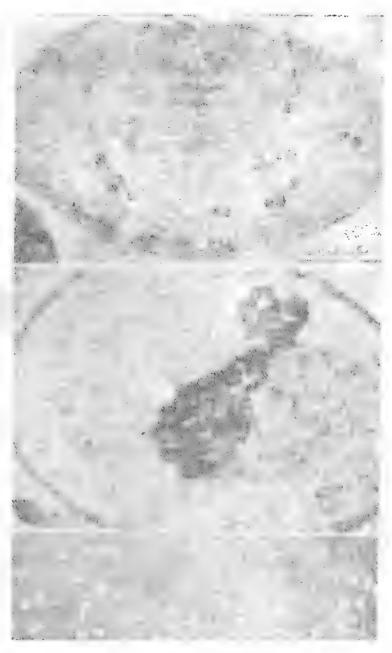
أن الدراسات القليلة التي أجريت على الكروموسومات الى اليوم لم تكشف عن شيء جديد فيها •



شكل ١ ــ ١ : مقارنة تخطيطية بين النظامين الضوئيين في المجهر الضوئي والمجهر الألكتروني الكهربي المفنيطي من الطراز النفاذ ٠

مجهر اشعة X

وبالرغم من أن مجهر أشعة X لايزال في الوقت الحاضر ، كجهاز للبحث، يعتبر في طور الطفولة ، الا أن هذا المجهر له بعض المزايا الحاصة به وذلك بسبب أن قوة نفوذ أشعة X تصل الى درجة تسلم بدراسة محضرات بيولوجية سميكة نسبيا ومحوطة ببخار المآء أو الغاز وستدرك أهمية هذه



شكل ١ ـ ٢ : تراكيب خاوية وفيروسية كما يكشفها المجهر الالكتروني (الصورة المليا) و بالاستيامة خضراه من النبات اسبياسترا تبين الجرانا الصفائحية مطمورة في الأستروما الأقل تنظيما و الصفائح في هذه البلاستيامة الحضراء تنوالي كل ٢٥٠ أنجستروما والأجسام الداكنة مي حبيبات محبة للأزميوم و (الصورة الوسطي) : نواة خلية ليفية في الفار تبين الطبيعة المليقية للنوية كما تبين أحيانا طبيعة ازدواج الفشاء النووى و (الصورة السفلي) : صورة طلية للبكتريوفاج طبيعة إردوم بكتيري) يصيب اشيريشيا كولاي و الرأس سداسي الشكل و

الوسيلة تماما بعد أن تصل الى حد الكمال في أدائها • غير أن أشعة X لا تحمل شحنات كهربية ، وكذلك فأنه من الضروري تبثيرها (تجميعها) باستخدام المرايا العاكسة ؛ الأمر الذي ينجم عنه اعتبار قوة اظهاره أقل كثيرا من قوة اظهار المجهر الالكتروني ويمكن نظريا اظهار نقط يبعد بعضها عن بعض مسافة سبعين انجستروما ، وذلك باستعمال نظام التبئير (التجميع) بالمرايا وهذه قوة اظهار تزيد ٢٥ مثلا عن قوة المجهر الضوئي (كير كباتريك بالرايا وهذه قوة اظهار تزيد ٢٥ مثلا عن قوة المجهر الضوئي (كير كباتريك

وقد ظهر طراز آخر لمجهر أشعة × أكثر حداثة يعتمد على مايعرف منانه يمكن لأشعة X أن تنحرف في زوايا مختلفة اذا مرت في محرزة منتظمة كالتي توجد في البلورات فأن الصورة التي تظهر تكون مميزة للبلورة تماما وبتحريك أجزاء هذا المجهر بطرق خاصة أمكن الحصول على صور لبعض الذرات مكبرة ٣٠٠٠٠٠٠٠ مرة (غفل من الاسم ١٩٥١) وقد أمكن تصوير ذرات الكبريت وذرات الحديد ويقتصر نفع هذا المجهر في البحسوث البيولوجية على استعماله في دراسة الأجسام البللورية و

مجهر تباين الطور الضوئي

وقد ظهر طراز آخر لمجهر أشعة Xأكثر حداثة يعتمد على مايعرف منأنه ضوئيا ، ويرجع ذلك الى أن نفوذ الضوء فى الأجزاء المختلفة المكونة لها متساو كميا ، ولذا فان تفاصيل المعالم البنائية الموجودة قد تمر دون انتباه لعدم المكان رؤيتها كما قد لا تصل الفروق فى المسالك الضوئية _, (وهى نتيجة لحاصل ضرب معاملات الانكسار المختلفة للمكونات فى المسافة التى يقطعها الضوء فى الجسم) _ الى الحجم الذى يسمع بالتمييز بين معالم البنساء المختلفة فى النظام غير المتجانس غير أنه من المكنالاستفادة من الفروق فى النفوذ والطور الضوئى (المسلك الضوئى) بتحويلها الى فروق فى شدةالضوء (شكل ١ _ ٣) •

وفى الحالات التى تكون فيها فروق نفوذ الضوء كبيرة فان الاضاءة المباشرة كما فى المجهر الضوئى العادى ، تكون كافية لتحقيق التفارق ، أما فى الحالات التى يتساوى فيها نفوذ الضوء فى الوقت الذى تعظم فيه فروق المسالك الضوئية ، فاننا نجد أن الاضاءة الماثلة أو ذات المجال المظلم تصبح

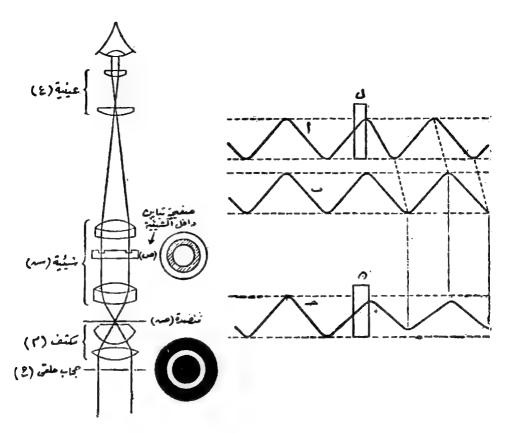
مقسامة ١٣

ذات فائدة • أما في الحالات التي تكون فيها الفروق بنوعيها ضئيلة فانه يمكن ادخال توزيعات مناسبة للطور أو الامتصاص في النظام الضمولي لتغيير أو تقوية التباين • ويستفيد مجهر التباين الطورى من مثل هذا النظام الضوئي فيغفل التفاصيل غير المرغوب فيها ويبرز غيرها (ريتشاردز ١٩٤٦ ، بينيت وآخرون ١٩٥١) ولا تخفي فائدة هذا المجهر في دراسة المحضرات ذات الطبقة الواحدة من الحلايا الحية أو غير المصبوغة (شكل ١-٤) ولكن نفعه لا يضيق فيقتصر على ذلك ، فان كثيرا من المحضرات المجهر التباين المطورى مما تعطيه تحت المجهر الضوئي ، ولا سيما تلك المحضرات التي يكون اصطباغها خفيفا جدا •

المطيافات المصورة

يزداد وضوحا يوما بعد يوم أن المكونات الكيميائية للخلايا الحيسة وأوجه النشاط فيها ، اذا عرفت في صحة ودقة , تكون خير عون لفهم وفتح مغاليق خصائص الخلايا من حيث كيفية بنائها وسلوكها ، ولكي يتيسر الربط المفيد والتكامل بين البيانات المتعلقة ببناء الخلية وتلك الخاصسة بسلوكها الوظيفي ، يجب الحصول على كلتيهما من محضرات متماثلة ، ولذلك فأن من المرغوب فيه الحصول على البيانات الكيميائية قبل التضحية بالخلية للحصول على تفاصيل معالم بنائها ، وأبسط الوسائل وأكثرها دقة هي ما كانت عن طريق استخدام الضوء ، اذ أنه لا يحدث ضررا بالخلية أثناء فترات تعرضها له ، وتتوقف دقة المعلومات التي يحصل عليها عن طريق هذه الأجهزة على درجة الاحكام التي يمكن بها عمل طيوف الامتصاص للمكونات والمستملات الخلوية ،

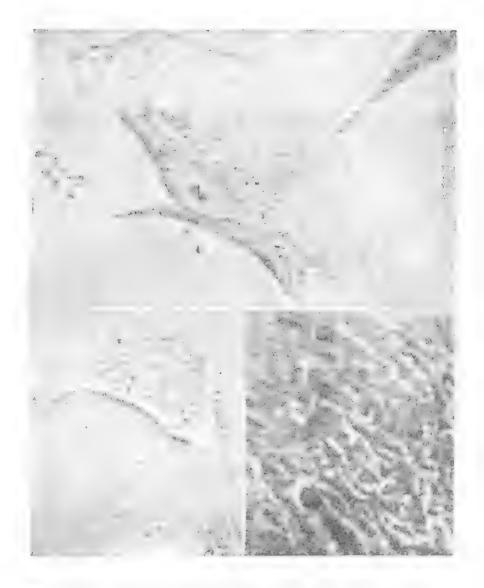
وفى هذا الطراز من البحوث يجمع بين استعمال مجاهر عالية لقوة الاظهار وبين أجهزة مطيافية لقياس طيوف الامتصاص فى محضرات الخلايا المفردة وقد وجد أن مجهر الأشعة فوق البنفسجية المجهز بعسات من الكوارتز كبير الفائدة للغاية ، حيث أن الأحماض النووية والبروتينات وهى التى تتكون منها الكروموسومات والتى وجدت فى المكونات الحبيبية فى السيتوبلازم ، تمتص بقوة الموجات فى منطقة الأشعة فوق البنفسجية القصيرة (بين ٢٠٠٠ و ٣٠٠٠ أنجستروم) وذلك بصورة مميزة وانتقائية للغاية ،



شكل ١ ـ ٣ : اليسار ـ النظام الفسوئي في مجهر تباين الطور · (ح) حجاب حلقي أمام المستوى البؤرى للمكثف (م) · (ص) صفيحة حلقية لتباين الطسور داخل الشيئية ، تجعل صورة (ح) تتفق في وقوعها مع الأخدود في الصفيحة الملقية أعلى الى اليمين شعاع ضوئي (أ) يمر في منطقة ذات مسلك ضوئي كبير (ل) فتبطؤ سرعته وينتج عن دلك أن تتأخر القمم والقواعد وتخرج عن الطور بالنسبة لقمم وقواعد الشعاع (ب) الذي لم يعرقل أسفل الى اليمين _ شعاع ضوئي معائل (ح) يمر في منطقة عالية الامتصاص (ن) فتقل قوته ولكن يظل في نفس الطور مع الشعاع (ب) يقوم مجهر تباين الطور بتحويل هذه الغروق الى فروق مرئية في شدة الفود ·

كما يمكن بطريقة مماثلة استعمال المجهر الضوئى كمطياف مجهرى مصور (شكل ١ ــ ٥) فى دراسة الأنظمة الجزيئية التى تمتص الموجات الطيفية للأشعة المرئية • وقد تبين تماما أن الطرق الفنية التى استعملت سمليمة وصحيحة من الوجهة الفنية وذلك فى كل من دراسات القياس الكمية والنوعية

مقسيمة ٥٠



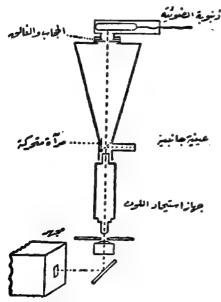
شكل ١ _ ٤ : خلايا حية صورت فوتوغرافيا خلال مجهر التباين الطورى ٠ (أعلى) من نسيج طلائي طبيعي بشرى من العنق (شيئية جافة ، عالية التكبير) ٠ (أسفل الى اليساد) من نسيج طلائي بشرى خبيث (سلالة هيلا) من العنق (شيئية جافة منخفضة ائتكبير) ٠ (أسفل الى اليمين) جز، من خلية السلالة هيلا تبين الميتوكوندرات الشبيهة بالخيوط (شيئية زيتية) ٠

الحاصة بالمكونات الحلوية (بوليستر وريس ١٩٤٧ ، وكاسبرسون ١٩٥٠ بولیستر واورنشتین ۱۹۵۵ ؛ و کرنیك ۱۹۵۵) .

ولقد هيأ ابتكار الشيئيات العاكسة والتقدم الحديث في صنعها نظاما ضوئنا أكثر مرونة في استخدامه في الدراسات الطيافية المجهرية • وتستعمل في هذا النظام المرايا بدلا من العدسات التقليدية • والفريد في هذا النظام هو امكان تمرير أية موجة لأشعة الضوء من فوق البنفسجي القصير الى تحت الأحمر خلال مادة الفحص وذلك دون تعديل للتبئير (التجميع) أو تبديل للعدسات •

طرق فنية جديدة لبحوث السيتولوجيا

شهدت العقود الأخيرة من السنين ابتكار وظهور طرق فنية لدراسة كنفسة بنياء وتأدية وظائف الخلية والكروموسوم وباستخدامها أجريت



شکل ۱ ... ۵ : رسم تخطیطی مبسط المقدرة • وقد أضيف أخيرا الى هذه للنظام الضوئي في مطياف مصور مجهري وفي سالة استعمال درجة اسوداد مستحلب العوامل المطفرة عدد كبير من المركبات فوتوغرافي كمقياس لنفوذ الضوء يكن استبدال الكيميائية التي تحدث تأثيرات مماثلة الانبوبة الضوئية بلوحة تصوير فوتوغرافية .

ونوعية وذلك عن طريق الهضم الأنزيمي ٠ أو باستعمال طيوق جديدة للصبغ أكثر نوعية أو بالتحليل الشامل لكلتيهما وكذلك أمكن استجزاء وتحليل السيتوبلازم عيثيجانبيز والنبواة الى مكونات أكشر دقسة باستخدام وسائل متقنة للطــــرد المركزي التفريقي والاستخلاص النوعي جيازا ستجاد اللوك وليست أشعة 🏋 فقط هي التي وجد أنها تحدث سلسلة واسعة من التغيرات الكروموسومات والجينية ، بل ان هناك أيضا طرزا أخرى من الاشاعات مقـــدمة ١٧

وعلى مستوى بيولوجى أعلى نوعا ما من ذلك ، ألقت الدراسات التى استخدمت فيها طرق تحليل الهجن والعشائر كثيرا من الضوء على المسائل الخاصة بنشوء الأنواع وتطور الأنظمة السيتولوجية • كما أن الوسسائل والطرق الفنية المستخدمة فى الدراسات الوراثية فى الكائنات الدقيقة والفيروسات قد سمحت باجراء بحوث كمية أشد دقة وذلك بسبب أمكان وسهولة انمائها فى اعداد وفيرة • هذا علاوة على أن البكتيريا والفطر برهنتا على أنهما أكثر نفعا من خلايا الكائنات الراقية فى تحليل المسارات الكيميائية للعمليات الأيضية والمحكومة وراثيا (سيبحث كل من هذه النواحى بصورة أكمسل فى أبواب قادمة) •

الهدف من البحوث السيتولوجية

ان قيام علوم فرعية كل منها ذو مجال دقيق التحديد مثل علوم الوراثة الفسيولوجية والوراثة الكيميائية الحيوية وكيمياء الحلية والوراثة السيتولوجية قد يوحى لأول وهلة باطراد تضييق مجالات التخصص ، الا أنه في الواقع ينبىء بقرب اندماجها جميعا في وحدة واحدة ، ولقد أدرك الجميع خلال هذا التباين الظاهر أنه يجب بحث التركيب البنائي والوظيفي معا قبل امكانفهم الفرد أو الخلية نهما صحيحا كاملا سواء كعضو في عشيرة أو كعامل يؤثر في الأجيال المستنبلة ،

وبالطبع ، هناك أمل فى أنه خلال دراسة الفرات والجزيئات التى تكون المادة العضوية سوف تكتشف يوما ما القوى والعمليات والتفاعلات التى تحول غير الحى الى حى • ويبدو أن بيان امكان اعادة تكوين الحبيبات النشيطة المعدية لفيروسات موزايك التبغ من مكوناتها غير الفعالة وغير المعدية من البروتينات والأحماض النووية هو خطوة في هذا الاتجاه (فرنكل - كونرات ووليامز ١٩٥٥) •

وبما أنه يمكن تحليل ما بالخلية من أجسام الى الجزيئات التى تتكون منها بطرق وقواعد معينة فاننا نفترض تفسيرا لوظائف الخلية على المستوى الجزيئى ثم نبحث صحة هذا التفسير • وقد يبدو أن تناول هذه المسائل وتحليلها على هذا النحو هو تضييق للتفكير لا مبرر له الا أنه هو الطريق

الوحيد المفتوح الذي يمكن للعلم التجريبي سلوكه حيث أنه لا يعترف ولا يبحث الا في الظواهر التي يمكن قياسها ·

على أنه يجب القول بأن أى تفاؤل أو أمل فى امكان اختزال العمليات الحيوية وتفسيرها على أساس الحقائق الجزيئية الصرفة , هو أمل يجب أن يخففه ما ندركه من أن القليل فقط من المسائل البيولوجية ، بل القليل فقط من مسائل أى نظام علمى هو الذى يمكن فى الوقت الحاضر اعتبار أنه قد حل تماما ، ومن ثم فانه لا يجب أن تؤخذ المناقشات التالية على أحسنوضع الا بمثابة علامات للارشاد فى الطريق الصاعد الى المستقبل ،

البابالثاني

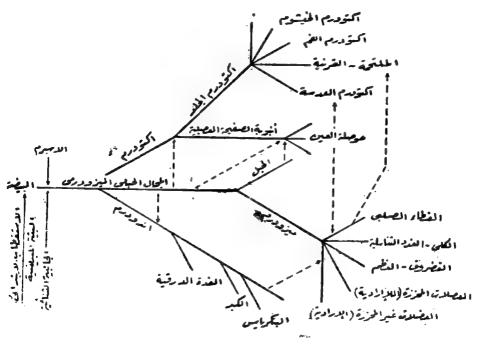
الفلية العامة

ان و نظرية الخلية ، التي وضعها شليدن وشفان والتي تبلورت في صورة بدائية عام ١٨٣٨ ، من خلال الآراء التي كانت سائدة في ذلك الوقت ، اختصت الخلية بأنها الوحدة البنائية للتنظيم في جميع الكائنات الحية ، وكان هذا باعثا لأن يقول ويلسون عنها في عام ١٩٢٥ و وضح منذ عهدبعيد أن مغتاح أي مسألة بيولوجية يجب ، آخر الأمر ، أن يبحث عنه في الخلية وذلك لأن الكائن الحي اما أن يكون خلية ، واما أنه كان خلية في وقت سابق،

وقد وضع الفرض بأن جسم النبات أو الحيوان لا يخرج عن أنه مجموع الأجزاء التي يتكون منها والتي تعمل معا كوحدة في تناسق وتوافق و وهو رأى لم يظهر الى الآن من التجارب ما يدحضه والا أنه لاتزال هناك مشكلة جنينية عميقة ومعقدة تتطلب التفسير ، وهي مشكلة الطريقة التي يتحقق بها التناسق بين الخلايا في الكائنات العديدة الخلايا و فالانقسام الخلوي الجنيني يؤدي ، بطريقة ما ، خلال عمليات التميز والتفاعل والتنظيم ، الى ما تعارفنا عليه وصفيا ووظيفيا على أنه كائن حي (شكل ٢ ـ ١) ،

فبينما تعرض الخلية المفردة ، في الأنواع العديدة الخلايا ، جميع أو جل الحصائص التي تشكل في مجموعها الحياة نفسها ، فهي لا يمكنها وحدها أن تعيا حياة مستقلة ، حيث قد اندمج نشاطها مع نشاط الفسرد واصبح خاضعا لسيطرته العامه • ويصبح هذا التكامل أشد وضوحا كلما أخنت الخلية في التميز والتشكل ، حيث ان التخصص يصحبه عادة نقص في المرونة الوظيفية ، وزيادة واضحة في درجة اعتماد الخلايا بعضها على بعض • وبالرغم من السلسلة المفرطة الطول من صور التخصص التي يمكن للخلايا اتخاذها ، سواء منها النباتية أو الحيوانية ، فانه نادرا ما تنمحي الخصائص التركيبية للخلية • ولا يصادف المرء صعوبة في تطبيق

ويهيى التطبيق العام لنظرية الخلية وشمولها ، الأساس الأول الذى ترتكز عليه البيولوجيا التجريبية للخلية • وهذا أمر يستحق توكيدا خاصا حيث ان أية دراسات تجريبية دقيقة تتطلب ثبات وعدم تغير مواد البحث • ونجد أن « نظرية الخلية ، تعرف الخلية بأنها الوحدة البنائية للتنظيم ، كما تعسرف نظرية « التسلسل الحلوى » أصل نشأتها • كما أن الدراسات الوراثية السيتولوجية التي تلت ذلك وأوضحت النتائج الوراثية التي تترتب على انقسام الخلية ، عرفت عشيرة الخلايا التي تتسلسل من أصل مشترك



المنقدم المنزايد للتخصص والتحديدوالاستقلال التضبيح المتزاير للإمكانيات

شكل ٢ ـ ١ : تعثيل تخطيطي للطابع الخاص بالتميز المتواصل من البيضة غير المخصبة ال الاسمجة البالغة في الكائن العديد الخلايا • على أنها مجموعة متجانسة وراثيا • وبذلك يضمن القائم بالتجارب ، الذى يأخذ هذه الحقائق كقضية مسلمة ، ويطمئن الى أنه يعامل نسيلة متماثلة من الخلايا أو الأفراد ، والى أنه ، فيما عدا ما يحدث فى النادر من الطفرات ، تستجيب جميعها بطريقة مماثلة الى الظروف البيئية المسابهة ، مما يحقق الحصول على نفس النتائج كلما تكررت التجربة ، ولايمكن المغالاة فى تقدير أحمية ذلك كله لبيولوجية الخلية حيث أن الباحث البيولوجي يعتمد على النقاوة الوراثية لأفراد الكائنات التي يستخدمها في معمله تماما كما يعتمد الكيميائي على نقاوة مواده الكاشفة •

غير أنه مازال هناك احتمال بأن المركز الفريد الذي تحتله الخلية في التنظيم البيولوجي قد أصبح مهددا ، فالمعلومات التي تتزايد يوما بعد يوم عن الفيروسات تثير مشكلة قد تكون اكاديمية أو قد لا تكون ، فالفيروسات المتبلورة ، رغم كونها تتفق مع تعريف الكائنات الحية ، من حيث قدرتها على التكاثر الذاتي والطفور ، فهي ، وفقا للمعايير المعروفة لنا ، ليسبت خلوية ، وتقدم لنا هذه الفيروسات المتبلورة ، رغم بساطة تركيبها اذا ما قورنت بأكثر الخلايا بداءة ، من المعلومات الكيميائية الحيوية والفسيولوجية ما يساعد على تفسير الظواهر الخلوية ، ولكننا لا ندري ما اذا كان العالم العضوي يحتوى الآن ، أو كان يحتوى في الماضي ، على سلسلة من الكائنات الحيدة تندرج من صور لا خلوية الى صور خلوية ؛ فهذا سؤال لا يعسكن الاجابة تتدرج من صور لا خلوية الى صور خلوية ؛ فهذا سؤال لا يعسكن الاجابة تركيبها الكيميائي وعملها البيولوجي ، فالأمل معقود على أن الحصول على معلومات مفصلة عن كيفية بناء الفيروس وتكاثره وعلاقته بالعائل ووسائله معلومات مفصلة عن كيفية بناء الفيروس وتكاثره وعلاقته بالعائل ووسائله الخلية ، سوف يسمح بتفهم أجلى للطريقة التي يعمل بها الجين داخيل الخلية ،

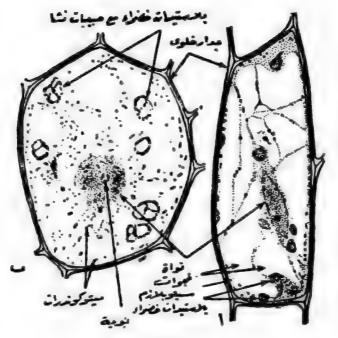
وتؤلف الفيروسات البكتيرية ، والتي تعرف عبادة بالبكتيريوفاجات ، ما يمكن اعتباره جسرا بين الفيروسات المتبلورة وبين الصور الأخسرى التي تكون أكثر وضوحا في تركيبها الخلوى • وتدل دراسات المجهسر الالكتروني على أن للفيروسات التي تصيب بكتيريا القولون «اشيريشياكولاي» غشاء خارجيا من البروتين (شكل ١ – ٢) ، مما يوحى ببناء خلوى بدائي غير أن المعلومات الحاضرة عن تنظيمها الداخلي ضئيلة للحد الذي لا يسمح لبا بأن نغامر بالتكهن عن احتمالات علاقاتها التركيبية مع صور الحياة الأخرى

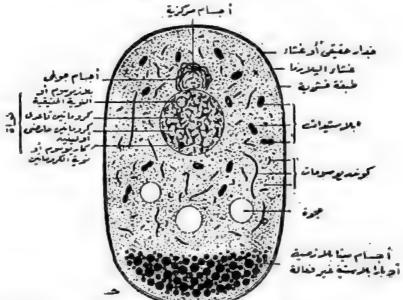
التي تزيد عليها رقيا وذلك بالرغم من أنها تسلك وراثيا مسلكا يشبه الى حد كبير مسلك الكائنات الراقية ·

وفى الوقت الذى ندرك فيه وجود « كاثنات حية ـ لا خلوية » يجب الا نغفل عن الحقيقة بأن الخلية مازالت هى التى تؤلف وحدة البناء الأساسية والتنظيم فى الغالبية العظمى من الكاثنات و لايزال ما قاله ويلسسون عنها ، صحيحا اليوم ، كما كان فى عام ١٩٢٥ ولا يكون اذا من لغو الكلام هنا ونحن نعالج موضوعات السيتولوجيا النووية والوراثة السيتولوجية أن نفرد مكانا للخلية عموما ولمكوناتها الأخرى غير النواة و

ورغما من احتمال عدم وجود خلية « نموذجية » فسأن جميسع الخلايا تشترك في بعض المعالم الخاصة ٠

ويمكن تعريف الحلية أو البروتوبلاست بأنها « جزء من السيتوبلازم ذو نواة محاط بجدار أو غشاء خلوی ، وتوجد منفردة أو في جماعات وتشمل أجساما من أنواع مختلفة ، (شكل ٢ ــ ٢) • ومن المعروف طبعا أن هناك خلايا معينة لا تتفق وهذا التعريف العام ، مثال ذلك كرة الدم الحمراء في جسم الانسان التي تكون في الأطوار الأخيرة من حياتها خالية من النواة ، ولكن من الواضح أن هذا نوع من المواسة خاص بخلية كانت ذات نسواة • كذلك فان الخلايا الغربالية الحية التي توجد في لحاء معظم النباتات المفطاة البذور هي أيضا عديمة النواة ، رغم أنها كانت تحتوى أولا على نواة ، وفي هذه الحالة تقوم الحلايا المرافقة المجاورة ، والتي تظل محتفظة بنوياتها ، بكل الوظائف النووية الضرورية لاستمرار حياة الخلايا الغربالية • وكذلك تفتقر الطحالب الزرقاء الخضراء الى وجود نواة محددة المعالم بالممنى المتعارف عليه للنواة حيث تكشف الصبغات النووية المختلفة عن وجود شبكة من الكروماتين تجرى فيها تغيرات دورية أثناء انقسامات الخلايا ، والتي تقوم دون شك بدور من طراز بدائي ٠ وكان يظن ، في وقت ما . أن النواة في البكتيريا ذات طبيعة مماثلة لنواة تلك الطحالب ، ولكن هناك أدلة حديثة بينت ، في جميع أنواع البكتيريا التي درست للآن ، أنه بازالة عتـــامة السيتوبلازم ثم التلوين بالأصباغ النووية المعتادة ، ينكشف جسم شبيه بالنواة • وبالرغم من وجود جدل كبير حول التنظيمالكروموسوميفيالبكتيريا (دىلاماتر ١٩٥١ ، بيسيه ١٩٥١ ، ١٩٥٥) فيان السيلوك الوراثي في البكتيريا يشير بقوة الى تعقيد نووى يمكن مقارنته بالموجود في النباتات





شكل ٢ - ٢ : أمثلة لخلايا عامة ٠ (أ) خلية برانشيسية منفدق ورقة بنجر السكر ٠ (ب) خلية برانشيسية من ساق نبات التبغ ٠ (ب) خلية عامة تعرض عضيات مختلفة موسومة طيقا لتسميات رواد (لسيتولوجيا الأول ٠

والحيوانات الراقية (ليدويرج ١٩٤٨ ، ١٩٥٥) • ولم يتحدد بعد ، ما اذا كانت البكتيريوفاجات والغيروسات الكبيرة تحتوى على اجسام كروموسومية (يعرف وجود مجموعات ارتباط وراثية بها) ، حيث لم ترق بعد درجة التوضيح بالمجهر الالكتروني ، في حالته الراهنة ، أكثر من أن يسلجل صورا ظلية لمثل هذه الخلايا دون أن يكشف كثيرا من تفاصيلها الداخلية (شكل ١ - ٢) •

كذلك تختلف الطحالب والفطريات من الطراز العديد النويات أو ذى النظام الاندماجى للخلايا الذى يوجد فى بعض الحيوانات مثل الريزوبودات وفيه قد تتكون بعض الجدر الفاصلة فتعطى أجساما مقسمة غير أن كل قسم منها يحتوى على عدة نويات وأصبح ضمن المشاكل التى تتطلب الفصل ما اذا كانت هذه الأقسام تعتبر أمن الناحية البنائية على الأقل ان لم يكن من الناحية الوظيفية كذلك الحليا حقيقية والناحية الوظيفية كذلك الحليا حقيقية والناحية الوظيفية كذلك الحليا حقيقية

واذا صرفنا النظر عن الحالات الاستثنائية السابقة ، فان جميعالخلايا تشمل نواة كما تشمل أيضا جل ، أو كل المعالم البنائية الآتية : جهدار خلوى ، غشاء بلازمى ، سيتوبلازم ، سنتروسوم (غير موجود فى كثير من الخلايا النباتية) ، فجوات ، ميتوكوندورات (كوندريوسومات) ، بلاستيدات (فى الخلايا النباتية) ، ومواد جولجى ، ويمكن بسهولة ، باسمتعمال مثبتات وأصباغ خاصة بيان كل واحد من هذه المعالم ، وكذلك لا ريب فى أن كلا منها له وظيفته الحاصة فى تدبير أمور الخلية ، والخلايا الحسة بطبيعتها محافظة ، حيث انه من المحتمل أنها لا تستبقى من المحتويات مايكون عديم الأهمية الوظيفية ، مما يترتب عليه أنه بالرغم من أن وظائف بعسض المحتويات الداخلية لاتزال الى حد ما مجهوله فان وجودها بالخليسة يجب أن يؤخذ على أنه دليل مورفولوجى على وجود دور فسيولوجى تؤديه من أدوار النشاط الأيضى للخلية ،

ربما تكون العيوانات الأولية (البروتوزوا) قد بلغت من التعقيد الداخل للخلية أعلى درجاته التعبيرية • حيث قد نجد في نطاق الخليسة المفردة محتويات ومكونات ومعالم واسعة التنوع للبلعمة والاخراجوالانقسام والحركة • على أنه من المحتمل أن تكون هذه الكاثنات تمثل حالات خاصسة من تشعب التطور ، وسوف لا تناقش الا في الحالات التي تسهم في المساعدة على تفهم السيتولوجيا العامة •

جدر الخلايا

يحيط بكل خلية نباتية عند حدودها الخارجية جدار خلوى ، وقد يكون هذا الجدار غليظا أو رقيقا ، أملس أو ذا نقوش بارزة ، كما قد يكون مشبعاً بالسليلوز أو باللجنين أو بأملاح من أنواع مختلفة ، أو بمواد دهنية كالسوبرين والشموع •

ويعتبر الجدار الخلوى في معظم الانسجة ، ولا سيما الموجودة في أنسجة النباتات الراقية التي تحتوى على جهاز وعالى لنقل الماء والموادالغذائية الهيكل الدعامي الرئيسي للمنظمة البروتوبلازمية الحية ، وبالرغم من صعوبة توضيحها ، فانه يعتقد بوجود خيوط بروتوبلازمية أو بلازمادزمات تمر من خلية الى أخرى فتتحقق بذلك شبكة بروتوبلازمية متصلة منتشرة في جميع الأجزاء الحية في النبات ، ومن ناحية أخرى فان الحيوانات التي ترتكز غالبا الى هيكل خارجي أو داخلى من نوع ما ، تحتوى عادة على خلايا تتميز بخلوها من الجدر الخلوية المعروفة في النبات ، فيحددالمحيط الخارجي للخلية غشاء رقيق رفيع الى الحد الذي تبدو معه البروتوبلاست كأنها عارية ،



شكل ٢ - ٣ : قطاعان عرضيان لجدر ثانوية متطلقة في خلايا نباتية بالغة • (الى اليسار) - الدرائر الفاتحة والداكنة هي على الترتيب نتيجة للتجمع المفكك أو الكثيف للييفات السليلوز الدقيقة مرتبة في طابع صفائح دائرية متحدة المركز • (الى اليمين) - التركيب الصفائحي الناتج من تباين شدة ائتكاثف في عملية اللجنفة •

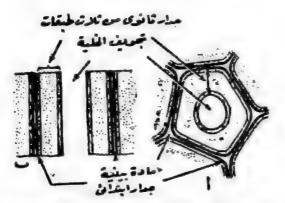
وجدر الخلايا ناتج افرازى من السيتوبلازم · وفى الجدد الثانوية الفليظة لبعض الخلايا النباتية ، توجدترسيبات سليلوزية حلقية متحدة المركز مختلفة الكثافة والمسامية (شكل ٢ ـ ٣) · ويهيى اختلاف سمك الترسيبات المتتالية فيها فرصة « الدراسة وعد النموات اليومية للحلقات ، تماما كما يدرس ويعد المراء حلقات النمنو السنوية فى الأسجار ليفسر التقلبات البيئية السنوية ، ويتم تكوين الأجزاء المندمجة (الداكنة اللون) أثناء النهار ، بينما تتكون الحلقات المسامية (الفاتحة اللون) أثناء الليل ، ويختلف سمك الحلقات باختلاف الظروف البيئية ، وقد يوجد فى بعض الحلايا طابع آخر شعاعى متفرع ،

فاذا بحثنا هنا جدر خلایا النباتات الوعائیة التی کانت موضع دراسة عمیقة شاملة ، نجد أن جدار الخلیة الکاملة النضج یتکون من ثلاث مناطق ممیزة محددة : الصفیحة الوسطی ، والجدار الابتدائی ، والجدار الثانوی (شکل ۲ _ 2) .

أما الصغيحة الوسطى ، أو المادة البينية التى توجد بين الخسسلايا فهى مادة بكتينية حيث تترسب بكتات الكلسيوم أو المغنسيوم فى الصغيحة الخلوية السائلة قرب انتهاء عمليات الانقسام ، وتتقاسم الخلايا المتجاورة هذه الطبقة ، وهى تختلف عن باقى مكونات الجدر الأخرى فى قدرتهسا على الاضطباغ ، وفى صفاتها المتصلة بانكسار الضوء وفى امكان اذابتهسا بسهولة بالأحماض القوية وبذلك تتفكك الخلايا ، أما فى الأنسجة الحشبية فغالبا ما تصبح شديدة اللجننة ،

أما الجدار الابتدائى ، فهو أول ناتج ترسيبى للبروتوبلاست وهسو بكتينى كذلك ولكنه يحتوى أيضا على مواد عديدة السكرات نصف سليلوزية ولا سليلوزية ولا يمكن بيان وجود المواد نصف السليلوزية في الجسدار الابتدائى بالطرق الكيميائية المجهرية وانما يستنتج وجودها من طوابع حيود أشعة X ومن المؤكد أن الجدار يعرض انكسارا مزدوجا ، حيث ان السليلوز يوجد على هيئة اطار دقيق مكون من سلاسل شديدة التماسك وقد تشترك الشموع أيضا فتكون جزءا من هذا الاطار و

وحيث أن الجدار الابتدائي يوجد في الخلايا التي يجرى بها الانقسام



شكل ٣ .. ٤ : التركيب البنائي النبوذجي للجدار في الخلايا النباتية البالغة والملجننة • (أ) منظر عرض (ب) منظر طولي •

فمن المؤكد أنه يمكن حدوث تميز رجعى وذلك باعادة التغيرات التي أدت الى تكوينه أصلا في اتجاه عكسى •

ونظرا لحلو الجدار الابتدائى من النقر ومن التغلظات غير المنتظمة ، وذلك فيما عدا الأماكن التى تمر بها البلازمادزمات ، فانه قابل للامتداد بدرجة كبيرة , فشعرة القطن مثلا ، وهى خلية مفردة تستطيل من طدول ابتدائى قدره ٤٠ ميكرونا الى ٤٠ ملليمترا اى الى ضعف طولها الأصدل ألف مرة ، وترجع هذه الزيادة مباشرة الى مرونة الجدار الابتدائى ، ونظرا لتشدابه تركيب الصفيحة الوسطى والجدار الابتدائى الى حد ما فانه من الصعب تمييز كل منهما عن الآخر ، وكثيرا ما يشار اليهما معا بالجدار الابتدائى ، غير أن نشأة كل منهما المنفصلة تشير الى أنهما لا يكونان وحدة بنائية واحدة ،

اما الجدار الثانوى ـ وهو يتميز بتكوينه من السليلوز ونصف السليلوز وعديدات السكرات ولكن يدخل به تحويرات عن طريق ترسيبات متنوعة اضافية وتغلظات تتقرر نتيجة لوظيفة الخلية وموقعها النهائيين ـ فهو يهيى، الجهاز الدعامى الرئيسى فى النباتات ويبدأ تكوينه بعد أن تقف الخلية عن النبو، ويبدو أن التغيرات التى تقع خلال تكوينه غير قابله للارتداد ، أما الأساس الكيميائي والتوجيه الجزيئي للعناصر التى يتكون منها فمعقدان الى درجة بالغة ، ولكن باستخدام وسائل البحث الكيميائية المجهرية والبصرية عرفنا

الكثير عنها • ونجد فيما نشره فراى ـ ويسلنج ١٩٤٨ ، وبرستون ١٩٥٢ وايسو ١٩٥٣ موجزات ممتازة لهذا الموضوع • وليس هناك ضرورة الى بحثه هنا أكثر من ذلك •

ليس من عادة علماء الحيوان أن يشيروا إلى النطاق الخارجي للخليسة بالجدار , وهم على حق في ذلك ، حيث أن الجدر بالمعنى المعروف على أنها حدرد واضحة فاصلة ، لا توجد بصفة عامة في أنسجة الحيوان • أما المادة التي تحيط بالخلايا من افرازها فهي التي تعرف عادة بالمادة الخلالية •

وتقابل المادة الخلالية ، من حيث منشؤها ، الجدار الابتدائى والجدار الثانوى في الحلايا النباتية ؛ ولكن ينقصها ما تمتاز به هذه الجدر من تنظيم طباقى ، والخلايا في الأنسجة الدعامية كالعظم والفضروف تخوطهامادة مغلفة متصلة عديمة الشكل تقريبا ، وفي النسيج الغضروفي قد تخترق هذه المادة لييفات غرائية في اتجاهات عشوائية أو مجتمعة في طابع معين من الحزم وفي النسيج العظمى ، تتشبع المادة الخلالية بأملاح الكلسيوم ،

الا أن معظم الخلايا الحيوانية ، لا يحدها غير غشاء بلازمى بسيطوهو الغشاء الخارجي الحي الذي يحوط السيتوبلازم ، وهو غشاء مطاط الى حد معقول ، ويتمتع بالقدرة على الالتئام ، غير أن قوة احتماله تتباين في طرز الخلايا المختلفة ، فمثلا يسهل انحلال أغشية الحلايا الكبدية أو الليمفاوية عن طريق الطحن ، في حين أن خلايا الأورام في الدجاج مثلا يمكنها مقاومة الهرس بالرمل الدقيق لمدة طويلة ،

ولا توجد بالخلايا الحيوانية صفيحة وسطى ، وانما تفرز الخلايا بدلا عنها مادة خلالية لاضقة ، تقوم بربط الخلايا بعضها ببعض ، كما تفعـــل الصفيحة الوسطى ، وتختلف هذه المادة اللاصقة عن الصفيحة الوسطى من حيث النشأة والتركيب الكيمائيان ولكنها تشبه المادة الحلالية في أنها ناتج إفرازي من السبيتوجلازم ،

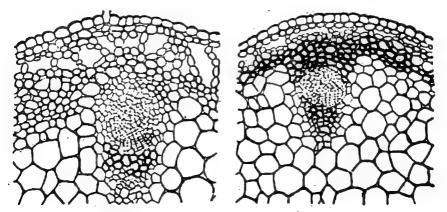
ان ما نعرفه عن جدر الخلايا من الناحية الوراثية قليل نسبيا • وقد استخدم الوراثيدون المستغلون بوراثة الذرة جينا واسدا 6m (بنى العرق الوسطى) ، فى دراسات واسعة ، وهو فى حالة التماثل الزوجية أو الأحادية ، يجعل جدر الخلايا التى على طول العرق الوسطى لأوراق الذرة ، والتى تكون خضراء بطبيعتها ، تنقلب الى بنية اللون • وأما فى القطن فان كثيرا

من أعمال التربية التى أجريت كانت تتعلق مباشرة بالعوامل الوراثية التى تحدد طول شعرة القطن • وكذلك التى تحدد أيضا اتجاهات الأبيسسرات الجزيئية للسليلوز وتنظيمها داخل جدار الحلية (حيث أن ذلك يحدد متانة الشعرة) •

والجينات التى تؤثر على انتاج الاوكزين ، وهو هورمون نباتى ، تؤثر أيضا بطريقة غير مباشرة على سلوك الجدر الحلوية ، حيث ان قابلية الجدار الابتدائى للامتداد يحكمها الأوكزين الى حد كبير • كما أنه يوجد بالذرةجين متنع « نانا nana) na » يسرع عملية أكسدة الأوكزين الى درجة كبيرة حتى أنه لا يتبقى منه الا كميات لا تكفى لاحداث الدرجة الطبيعية من استطالة الخلايا ، ونادرا ما يتعدى طول النباتات القصيرة الناتجة قدمين (فان أوفربيك ١٩٣٥) •

وسلالات الذرة «كسول Lazy»، وهي تتميز بعجز واضح في القدرة على البقاء قائمة ، وهي نتيجة حالة يحكمها جين يتسبب في توزيع غير عادى للأوكزين و وتحكم الجاذبية الأرضية عادة توزيع الأوكزين ولكن في سلالة الذرة « كسول » لا يرتبعل توزيع الأوكزين بالجاذبية فتنبطح النباتات على سطح الأرض ، أو تنحني الى أسفل (فان أوفربيك ١٩٣٨) ، وتفسراستطالة الخلايا هذا السلوك المتفارق .

وقد وصف أندرسون وآبى (١٩٣٣) تكوين الجدر في نبات أصيل



شكل ٢ _ 0 : قطاعان عرضيان في عدقين لزرين صغيرين من نباتين من الأكويليجيا (الى اليسار) من نبات عادى (الى اليمين) من نبات طافر ويظهر في قطاع النبات الطافر التكوين المبكر السابق للأوان لغلاف اسكلاران من برخلايا داكنة صميكة الجدر) تحيط بالحزمة الوعائية اللمفة ،

لطفرة متنحية من النوع أكويليجياً فلجاريس ، الكولمبين البستاني ، وهذا الطافر قصير سريع القصف وأشد كثافة جدا في التفريع من النوع الأصلى ويعرف بالصنف المندمج وتتوقف فية استطالة الساق مبكرا بسبب حدوث تغلظ ثانوى سابق لأوانه في جدر الخلايا ، وتظهر الفروع الجانبية التي لا تلبث بدورها أن تعجز عن الاستطالة الى الحالة الطبيعية مما يؤدى الى نمو كثيف مندمج ، والطرز الخلوية التي تتأثر بصفة خاصة هي خلايا الغلاف الاسكلارانشيمي الذي يتوج الحزم الوعائية ، كما أن الانحراف الوحيد الظامر عن التكوين الطبيعي هو التبكير في ظهور التغلظ الثانوي (شكل ٢ _ ٥) ولا تزال الظروف الفسيولوجية التي تدعو الى هذا الانحراف عن الحسالة الطبيعية مجهولة ،

السيتىو بالازم

يتكون جزء كبير من الحلية النشيطة ، التى فى حالة مرستيمية أو جنينية ، من سائل متجانس نسبيا ، هو السيتوبلازم و ويحد هذا السيتوبلازم عند محيطة الخارجى غشاء بلازمى رقيق ، هو الذى يغلف جدار الحلية من الداخل أو يكون فى الحيوانات النطاق الحارجى للخلية • كما يحد السيتوبلازم من الداخل ، كلما لاصق النواة أو الفجوات أغشية أخرى مماثلة •

وهذه الأغشية أجزاء حية نشيطة من الخلية ، وهي انتقائية النفاذ • ويتوقف مرور المواد الذائبة خلالها على حجم وطبيعة الجزيىء النافذ وطبيعة الغشاء والحالة الفسيولوجية للبروتوبلازم داخل الغشاء •

ومع أن الغشاء لا ينكن رؤيته عادة بالمجهر الضوئى ، الا أنه يمكن التحقق من وجوده بوساطة البلزمة أو الضقط بابرة مجهرية الى الداخل ، حيث ان تخفيف الضغط يتيح للغشاء الرجوع الى وضعه السابق دون عطب كما أن التمزق البسيط للغشاء لا يلحق به ضررا مستديما ، حيث يقوم السيتوبلازم الموجود تحت الغشاء المرق بترميم العطب مباشرة ،

والغشاء البلازمي من حيث كيفية بنائه ، ذو طبيعة ليبيدية بروتينية مزدوجة فيعزى النفاذ السريم للمواد المعنية الى داخل الحلية الى الطبيعة الليبيدية للفشاء • على أن مرونة الغشاء تتطلب وجود عنصر ليفي وقد يتكون هذا العنصر من شبكة بروتينية من نوع ما •

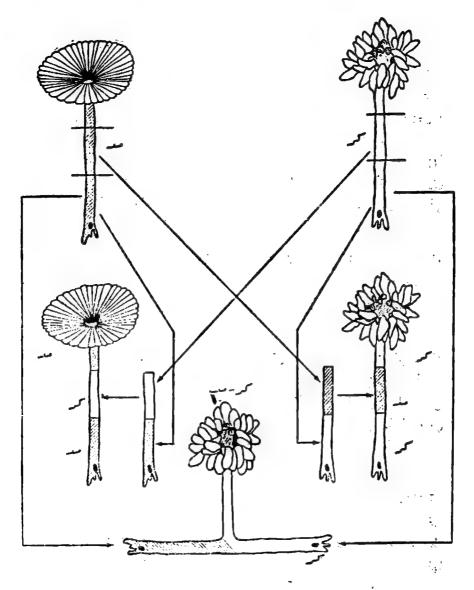
والسيتوبلازم ، من الوجهة الكيميائية ، نظام ذو تعقيد وتركيب يبعثان على الدهشة ، فبينما يعتبر البعض أنه غروى يعتبر البعض الآخر أنه علاوة على ذلك ذو تركيب ليفى مكون من سلاسل بروتينية وأغشية تحت مجهرية تكون في مجموعها شبكة اندوبلازمية (كلود ١٩٥٦ ، جستراند ١٩٥٦) • ولا حاجة بنا هنا الى بحث تركيبها الى أى مدى الالكي نبين أنه توجد بها الانزيمات التي تحفز التفاعلات الكيميائية التي لا حصر لها والتي تجسرى بالخلية • وفي أغلب الحالات ان لم يكن في جميعها نجد هذه الأنزيمات في داخل أو على سطح الأجسام الحبيبية الموجودة في السيتوبلازم •

والسيتوبلازم ، أو بمعنى أصح البروتوبلازم توع قريد في أنه له القدرة على اكثار نفسه من المواد الذائبة العضوية وغير العضوية التي يعمجها في تركيبه ، وهذه الظاهرة هي احدى الخصائص الأساسية للكائنسسات الحية .

ولا يوجد السيتوبلازم ، ولا يستطيع أن يوجد ، منفصلا طويلا عن النواة ، وقد بين هارفي ١٩٣٦ أن من المكن تنشيط بيضة من قنفذ البحر نزعت منها النواة لتنقسم وتستمر في الانقسام الى أن تصل الى كتلةتشمل ،٥٠٠ خلية ، غير أن هذه الخلايا (وبتسمية أدق ، توصف بأنها فصوص سيتوبلازمية) ليس لها القدرة على التميز ولا تلبث أن تموت مما يدل على أن النواة ضرورية للنمو والتكوين ،

والنواة والسيتوبلازم يكونان معا نظاما فسيولوجيا متكاملا ، هوالخلية ، وليس هناك شك في أن الأحداث التي تجرى في أحدهما تحدث أثرا في الآخر ، الا أنه بالنظر الى كل منهما منفردا ، نجد أن السيتوبلازم هو الوسط المباشر الذي ترقد فيه النواة ، وهو كذلك المادة العميلة التي تضفي عنطريقها الجينات ، وهي داخل النواة ، أثرها على الخلية بصغة عامة ، وقد وضع هذا تماما من التجارب التي أجراها همرلنج (١٩٥٣) على الطحسسلب اسيتابيولاريا (شكل ٢ ـ ٣) ،

والاسيتابيولاريا طحلب وحيد الخلية كبير ، وله شبه جدر تقع في داخله النواة وله قلنسوة تتميز عن طريقها أنواعه المختلفة ، وقد بين همرلنج



شكل ٢ ــ ٦ : تمثيل تخطيطي لأثر النواة على التكوين في الاسيتوبيولاريا • فبتطعيم جزء من ساق ١ • مديترينيا على الجزء الشبيه بالجذر والذي يحتوى النواة من ١ • كريناتا ، او العكس ، تنتج فلنسوات من الطراز المعيز للنوع الذي أسهم بالنواة • أما اذا طعم الجزءان الشبيهان بالجذر من والشاملان للنواة كل منهما على الآخر ، فان القلنسوة الناتجة تتكون من وريقات شماعية سائبة كما في ١ • كريناتا ، ولكن أطرافها آكثر استدارة كما في ١ • مديترينيا •

أنه اذا طعم الجزء الذي تنمو منه القلنسوة من نوع على جذير نوع آخر ، فان القلنسوة الجديدة النامية يكون لها خصائص النوع المقابل للجذير الذي يحتوى النواة • ويبدو أن السيتوبلازم ليس له تأثير في تعيين خصائص القلنسوة وذلك بالرغم من انتقال كثير من السيتوبلازم في عملية التطعيم •

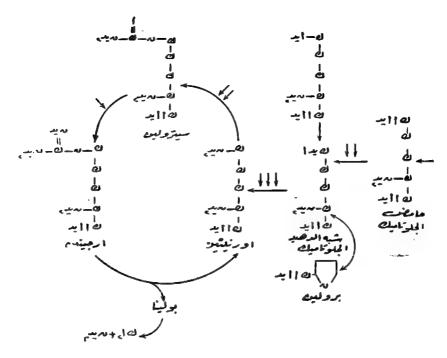
ومن ناحية أخرى فقد كان اهتمام باحث الوراثة بالسيتوبلازم فى العقد الأخير من السنين دليلا على أنه ليس من المكن اغفال السيتوبلازم على أنه منطقة قاحلة وراثيا (كاسبارى ١٩٤٨) • فقد خصصت مصطلحات مشل جينات بلازمية وجينات سيتوبلازمية للدلالة على وحدات سيتوبلازمية يعتقد أنها قادرة على التكاثر الذاتي وعلى تعيين الخصائص الوراثية تماما كالجينات النووية • ويشير المصطلح بلازمون بصورة عامة آلى التجمعات الكاملة من الوحدات الوراثية الموجودة بالسيتوبلازم • وبالأخص كما أوضحتها بحوث فون فتشتاين (١٩٢٨) على الهجن بين الأنواع وبين الأجناس في المزازيات ، حيث يبدو أن للسيتوبلازم درجة معينة من الامكانيات الوراثية الذاتية بغض النظر عن التركيب الجيني للنواة •

وثمة نغمة من التحذير قد دخلت حديثا في المناقشات الدائرة حول موضوع الوراثة السيتوبلازمية (شولتز ١٩٥٢) • حيث قد أمكن تعليل حالتين ، كان يبدو أنهما من الحالات المقطوع بها للوراثة السيتوبلازمية ، بنوع مخالف من التفسير ، وهاتان الحالتان هما حالة العقم الســدائي في الذرة (رودز ١٩٣٣) وحالة عامل كاباً في البرامسيوم اوريليا (سونيبورن ١٩٤٣)٠ فقد بين برير (١٩٤٨ ، ١٩٥٠ ثم برير ، وستارك ١٩٥٣) أن العامل كابا هو عبارة عن حبيبات يمكن رؤيتها مجهريا ولها خصائص تقرب من خصائص الكائنات الشبيهة بالركتسيا وسلوكها داخل بعض سلالات البرامسيوم كسلوك عامل للعدوى غير ضار ، ومع أن تكاثرها واستمرار بقائها داخل الحلية محكوم جينيا الا أن نشأتها الذاتية داخل الحلية لم يمكن جينيا أو سيتوبلازميا استحداثها من العدم • وفي سلالات أخرى يؤدى عامل كابا الى موت الخلية • أما عامل العقم السدائي في الذرة الذي لم يمكن اسناده الى أي جين نووى فقد ظن جيبلمان (١٩٤٩) أنه حبيبي الطبيعة ، ولكن يبدو الآن أن ذلك غير محتمل ٠ وانه لآكثر احتمالا أن يكون العقم السيتوبلازمي السدائي في الذرة _ ويعرف منه عدة سلالات مختلفة _ ينطوى على تفاعل بين النواة والسيتوبلازم حيث تعرف جينات تضمن خصوبة اللقاح رغم وجودها في سيتوبلازم يحمل عامل العقم •

ويدل المثلان السابقان على أن التمييز بين الجينات البلازمية والفيروسات السيتوبلازمية ينحصر في التعريف الذي نضعه لكل منهما • فالفروق بينهما في النشأة أي من حيث كون الأولى داخلية في حين أن الثانية خارجية لايمكن أن يوفر أساسا قاطعا واضحا للتمييز بينهما حيث أنه يمكن بسسهولة عن طريق عملية المواسة التطورية أن تستقر حالة المعايشة دون أن تكون هذه العلاقة ضرورية للعائل • وعلى هذا يجب أن يظل الوجود المؤكد للجينات البلازمية موضع الشك • على أنه يجب أن نعترف في الوقت نفسه بأن مكونات أخرى سيتوبلازمية يبدو أن لها قدرة على الطفور والعمل المستقل • وسيناقش هذا الموضوع فيما بعد في هذا الباب •

وفى غياب برهان قاطع لوجود الجينات البلازمية فان خير اعتبار للسيتوبلازم هو أنه الصلصال الخلوى الذى تشكله النواة ولا يبلغ الناتج النهائى ، وهو الخلية ، الى هيئته النهائية نتيجة لعملية التشكيل فقط بل ونتيجة للمجموع الكلى للمكونات التى تدخل فى تركيبه ويجب على أساس المعلومات الجارية أن نعتبر الطبيعة النوعية للصلصال خاضعة لسيطرة الجينات ولو أنها تتحور نتيجة لما قد تستطيع البيئة أن تسهم به من تأثيرات وقد تظهر ، أو قد لا تظهر ، قائمة جرد لما يوجد بالخلية من مكونات واختلافات كيميائية ترجع الى فروق وراثية ولكن من المؤكد أن ذلك لن يعطى معلومات عن عمليات التشكيل ويرجع ذلك ، ببساطة ، الى ذلك لن يعطى معلومات عن عمليات التشكيل ويرجع ذلك ، ببساطة ، الى أنه لا يمكن لمثل هذه القائمة أن تدل على التفاعلات المكانية أو الزمانية التى تعمل بها الجينات حتى تصل الى التعبير المظهرى احدى المشكلات الرئيسية في علم الوراثة ولقد هوجم هذا الموضوع بطرق متنوعة ، ولكن لم تعط للآن أية واحدة منها تحليلا كاملا للعملية ، من الجين الى الناتج النهائى ، في صورة تفاعلات كيميائية و

فقد تناول بيدل ومعاونوه (بيدل ١٩٤٥) هذا الموضوع عن طريق استحداث طفرات تؤثر في التفاعلات الكيميائية الحيوية في عفس الحبير الأحمر نيوروسبورا كراسا (فاجنر وميتشل ١٩٥٥) • وقد أمكنهم بيان أنه يمكن ، فيما يختص بعمليات تمثيل الأحماض الأمينية والفيتامينات ، عرقلة مسالك تفاعلية معروفة ، مما يؤدى الى عجز الخلايا عن انتاج مواد ضرورية للنمو (شكل ٢ _ ٧) • والمعتقد أن هذه التفاعلات ، التي تجرى على خطوات، تحكمها الانزيمات والتي تقع بدورها تحت سيطرة الجينات • ولم يوضح



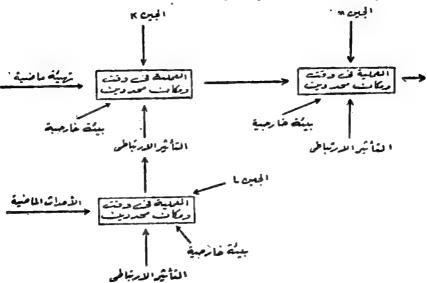
شكل ٢ - ٧ : مثل لسلسلة من التفاعلات الأيضية المحكومة بالجينات التى تقع فى سلالات الطراز البرى للنيوروسبورا * الأسهم الرأسية المرسومة فوق الأسهم الدالة على التفاعلات تشير الى الجينات الطافرة التى تعرقل سلسلة الأحداث عند مواقع معينة لتمنع استمرار التخليق • وتسلك الجينات الطافرة ، فى حالة استعمال بيئة غذائية غير معوضة للعوز ، كطفرات معينة • ولكن يمكن التغلب على مفعولها باضافة المواد الضرورية وهى الواقعة الى اليمين من المسسرقلة الورائية •

تماما للآن ما اذا كانت العلاقة بين جين معين وانزيم معين هي علاقة مباشرة أو غير مباشرة •

وتجرى العمليات الكيميائية المحكومة على هذا النحو ، بادى وذى بده ، داخل نطاق الخلية ، ولكن قد يكون أو قد لا يكون التعبير المظهرى النهائى مماثلا لها من حيث تحديد المكان ، فمثلا ، يمكن فى الدروسوفلا ميلانوجاستر اكتشاف جين أصغر للجسم فى الخلايا المفردة ، بينما أن فعل الجين الذى يؤدى الى القزمية فى الفأر عن طريق نقص فى الغدة النخامية يشمل الجسم كله ،

ولكى نجلو هذه المسائل جميعا ، يجب أن نفهم عمل الجينات النووية

فى تعيين ــ التركيب البنائى ووظيفة الخلايا ومما يبطىء تقدمنا فى هذاالاتجاه تعدد العمليات الخلوية المرتبطة والمطلوب تفهمها • ويهيىء الشكل (٢ ــ ٨) وصفا بيانيا للكيفية التى يمكن بها للعوامل الوراثية والعوامل البيئية تنسيق عملهما فى تعيين الصفات المميزة للفرد •

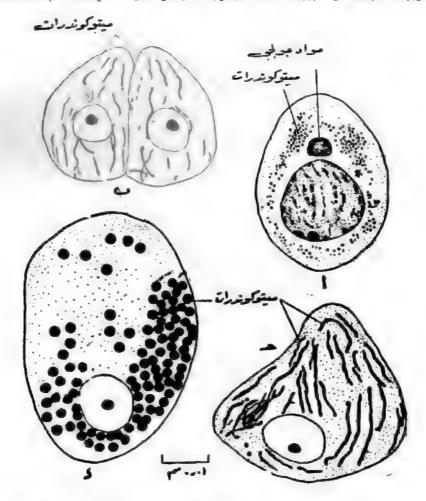


شكل ٢ ــ ٨ : مثل لما يحتمل أن تكون عليه الملاقة بين الموامل الوراثية والموامل البيئية داخل وفيما بين الخلايا وبين أى عملية تكوينية • فالفعل المتناسق لجميع العوامل والعمليات هو الذى يحدد ، عند أية مرحلة من مراحل التكوين ، شكل ووظائف الكائن •

وأما لباحث علم الأجنة فان السيتوبلازم يعرض صورة آكثر تباينا حيث انه قد أمكن من وقت طويل ادراك وجود مناطق معيسزة بصريا في البيضات وفقى بعض اللافقريات البحرية يمكن رؤية المنطقة السيتوبلازمية التي ستعطى النسيج التوالدي وقبل أن تبدأ البيضة الحديثة الاخصاب في الانقسام وكما يدل تكوين أنظمه مختلفة تماما لأعضاء الجسم من خلايا متشابهة التركيب الوراثي فرضا وكذلك التوافق الذاتي بين الأجزاء التي يتكون منها الكائن في أية مرحلة من مراحل نموه وعلى أن السيتوبلازم هو نظم متكامل مرهف التوازن وتباين وظائفه مع اختلافات البيئة الداخلية والخارجية للكائن العديد الخلايا المتكون ومن المصروف أن الهورمونات والمواد التأثيرية من نوع أو من آخر ولي النباتات والحيوانات على السواء لها دور في اخراج طابع النمو والتميز ولكن لاتزال معلوماتنا الحالية وكما المختلفة متقطعة وغير متكاملة و

الميتوكو ندرات

تنتثر فى حرية خلال سيتوبلازم الخلايا التى ليست فى دور الانقسام المسام دقيقة تأخذ شكل القضبان أو الحبيبات الكرية هى الميتوكوندرات (شكل ٢ ـ ٩)، ويتراوح قطر أو طول الحبيبات من ٤ الى ٥ ميكرونات، ويهبط حجمها الى حبيبات تحت مجهرية لا يمكن رؤية الكثير منهاالاباستعمال



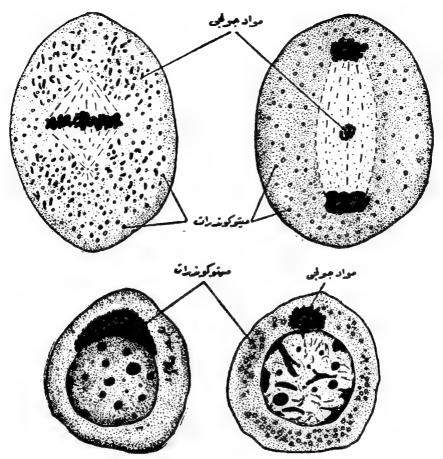
شكل ٢ ــ ٩ : الأشكال والأحجام المختلفة للبيتوكوندرات كما تبدو (أ) في الحلية الامية الابتدائية للاسبرمات في الجرد ٠ (ب) في خلايا الكلية في الثديبات ٠ (ج) و (د) في خلايا الكبد في السلحفاة في طورين مختلفين للنشاط الحلوى ٠

المجال المظلم من نوع الاضاءة • وتوجد الميتوكوندرات في جميع طرز الحلايا الحية (هاكيت ١٩٥٥ وبالاد ١٩٥٦ و ١٩٥٣ وجستر اند ١٩٥٦ ب) • وتظهر هذه الحبيبات في الحلايا الليفية بعد صبغها بأخضر ياناص كخيوط رفيعة طويلة يصل طولها الى عدة مرات من طول الحلية • ومع أن الشكل والحجم اللذين تتخذهما الميتوكوندرات قد يختلفان الى درجة كبيرة في الكائن الواحد العديد الحلايا الا أن خصائصهما المورفولوجية ثابتة نوعا ما للطراز الواحد من الحلايا ، كما أن نشاط الحلية قد يحدد شكل هذه الحبيبات وقد تختفي تدريجا في الحلايا التي في أدوار الشيخوخة •

وفى الخلايا الحية تعرض الميتوكوندرات حركة براونية واضحة ، ومع أن الاعتقاد السائد أنها تتوزع عشوائيا خلال السيتوبلازم فانها كثيراماتوجد متجمعة حول أنوية الخلايا التي يجرى فيها الأيض بنشساط • كما أنها قد تنتظم في توجيهات معينة توحى بأنها تمتد بمحاذاة خطوط سريان أوانتشار المواد التي يبدو أنها تجول خلال السيتوبلازم (بوليستر 1921) •

وفي أثناء الانقسام الحلوى ، قد تقوم الميتوكوندرات ببعض تحركات معينة (مناورات) • فغى الخلايا الامية للاسبرمات في كثير من الحيوانات تنجذب نحو السنتروسوم حيث تتجمع في كتلة كثيفة (شكل ٢ - ١٠) • أما في النباتات فقد تظهر في تجمعات واضحة لها حول قلنسوتي القطبين • ومع تقدم الانقسام الحلوى ، يختلف سلوك الميتوكوندرات ويتوقف ذلك على نوع الكائن • فغى بعض الحشرات المعينة تكون الميتوكوندرات غلالة حول المغزل تقسمها عملية الاختناق لتكوين الخليتين الشقيقتين الى قسمين متساويين تقريبا • وفي العقرب سنترورس تتكون حلقة من المواد الميتوكوندرية تم تنشطر الحلقة نتيجة للاختناق الى شطرين (ويلسون ١٩٢٥) • وفي الحلايا الامية البوغية في نبات السرخس ، أونوكليا سنسبيليس تتكون أيضا حلقة من الميتوكوندرات ولكن بدلا من اتخاذها الوضع الذي تأخذه في العقرب فانها تحيط بالمغزل عند القرص الاستوائي حيث تشطرها الصفيحة الحلوية فاله حلقتين (مارنجو ١٩٤٩) •

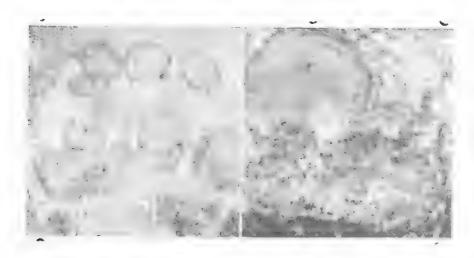
وللآن ، لايزال الغموض يكتنف منشا الميتوكوندرات ، وتعترض دراسة نشأتها صعوبات فنية لم يمكن التغلب عليها بعد حيث انها تتدرج



شكل ٢ ـ ١٠ : توزيع الميتوكوندرات ومواد جولجى فى الخلايا المختلفة ٠ الدور الاستوائى الأول (أعلى الى اليسار) ، الدور الانفسالى الأول (أعلى الى اليمين) ، في الخلايا الامية للاسبرمات فى الجرد ٠ وفى الدور التمهيدى الأول المبكر (أسغل الى اليسار) ، وفى الدور التمهيدى الأول الوسطى (أسغل الى اليمين) ، فى الحلايا الامية للاسترمات فى الحتزير ٠

فى حجمها الى ما دون حدود المجهر الضوئى وقد دل عدد من الدراسات على أن الميتوكوندرات يمكنها زيادة عددها عن طريق الانقسام البسيط ، غير أنه لم يتقرر للآن ما اذا كان من الممكن لها أن تنشأ تلقائيا من جديد ، ولو أن هذا يبدو ، فى الوقت الحاضر ، رأى بعيد الاحتمال .

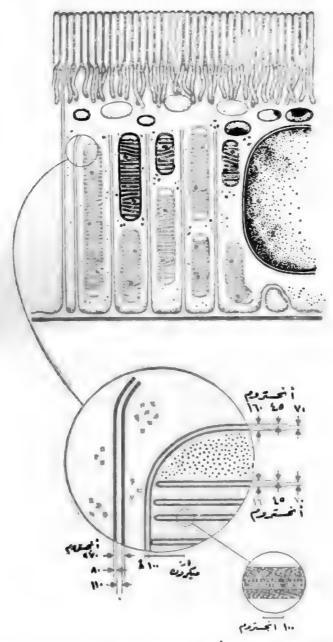
والميتوكوندرات أثقل من السيتوبلازم حيث انها تندفع الى الجزء القاعدى من الخلية أثناء تعريضها للقوة المركزية الطاردة أما عن كيفية بنائها فيبدو



شكل ٣ ــ ١١ : ميتوكوندرات من خلايا طلائية في الفار • تبين تلك التي الى اليسار المروف الداخلية ، والتي الى اليمين لا يتبين بها أى تميز داخلى • ومازلنا في حاجة الى تحديد ما اذا كانت العروف تظهر وتختفى تبعاً للحالة الأيضية للميتوكوندرات •

أن لها قشرة من الليوبروتين تحيط بلب داخلى من البروتين ، في حين يخترقها عرضيا جدران تبرز من الجوانب الى الداخل (العروف الميتوكوندرية) لتعطى لكل حبيبة منها مساحة سطحية داخلية متزايدة الى درجة كبيرة (شكلا ٢ - ١١ و ٢ - ١٢) ، على أنه يكون من الحطأ أن نعتبر الميتوكوندرات ذات تركيب بنائى ثابت ، حيث ان دراسات الخلايا الحية (شكل ١ - ٤) تدل على امكان تغير الشكل والحجم بسرعة ، مما يشير الى تركيب بنائى أكثر مرونة مما نستخلصه من دراسات المجهر الالكترونى .

وأجريت دراسة وافية للطبيعة الكيميائية للميتوكوندرات ، فوجد كلود (١٩٤١ و ١٩٤٦ و ١٩٥١) عن طريق الطسرد المركسين التفاضل أنه يمكن أن يفصل من الطحين النسيجي المتجانس نوعان أساسيان من المكونات السيتوبلازمية الحبيبية ، وأكبرهما حدما الميتوكوندرات والحبيبات الافرازية ، وتتراوح أقطارها بين ٥٠٠ الى ٢ ميكرون ويحتمل أن تكون الأخيرة وهي المعروفة بحبيبات بنزلى ، نوعا متخصصا من الميتوكوندرات بيد أنه توجد أيضا حبيبات أخرى كبيرة ، وتتميز الميتوكوندرات بأن لها غشاء نصف نفاذ يحيط بها وتستطيع بوساطته أن تتجاوب أزموزيا لما يعدث

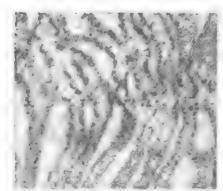


شكل ٢ ـ ١٢ : التركيب البنائي للميتوكوندرات في خلية من الأنبوبة الملتوية في كلية المنار • (أعلى) النواة الى اليمين وحافة فرشائية (هدبية) من فوق والميتوكوندرات محمورة بين الخشية السيتوبلازم داخل الخلية • (الوسط) تكبير للمساحة المحاطة بدائرة في الشكل العلوى مبيئا الغشاء السيتوبلازمي داخل الخلية وجزء من ميتوكوندورات مع عروقها الداخلية • (أسغل) تكبير لعرف مبين تركيبها الطباقي البروتيني الليبيدي حيث يقع البروتين الى الخارج والليبيد الى الداخل • الإبعاد مبيئة بالأنجستروم •

من تغيرات في تركيز الأملاح • أما كيميائيا ، فتحتوى الميتوكوندرات على ليبيدات (نحو ٢٥ – ٣٠٪ من وزنها ، ثلثاها من الفوسفوليبيــــدات) ونويتيدات وفلافينات وحمض نووى من النوع الريبوزى , شم عدد من الانزيمات الهامة مثل اكسيداز السيتوكروم والاكسيداز السكســـينى وسيتوكروم ج ، واكسيداز حامض د _ أمينووانواع مختلفة من الفوسفوتازات واكسيدازات الأحماض الدهنية وانزيمات أخرى خاصة بنظام دورة كربز • وواضح أن الميتوكوندرات هي مرأكز للتنقلات الأيونية والانتفاع بالاكسجين كما أنها هي الوحدات البنائية التي يجرى بداخلها أجزاء كبيرة من عمليات الأيض وعمليات الابتناء الحاصة بالخلية • ولا يعرف ما اذا كانت الميتوكوندرات تحتوى على جميع هذه الانزيمات أم أن هناك أنواعا كثيرة من الميتوكوندرات بيد أن معاملة خلايا الحبيرة باكريدينات معينة يتلف جرزا من النشـــاط الكيميائي للخلية الذي يعرف أنه متصل بالميتوكوندرات (افروسي وهوتنجر الكيميائي للخلية الذي يعرف أنه متصل بالميتوكوندرات (افروسي وهوتنجر

اما الحبیبات الصغری ویطلق علیها حبیبات کلود أو المیکروسومات فیتراوح قطرها من ٦٠ ال ٢٠٠ مللیمیکرون ، ولذا فهی لا یمکن رؤیتها بالمجهر

جزء كبر (٣٠٪) من الأحماض النووية الريبوزية الموجودة في الحلمة كلها ٠



٢ - ١٣) • ومع انها تنتفخ بالماء شكل ٢ - ١٣ : التركيب البنائي عند وضعها في محاليل دونها للبينوبلازم في خلايا الكبد في الجرد كسا ارموزيا فانه لم يتبين وجبود غشاء يظهرها المجهسر الالكتروني مبينا الشبكة محدد لها ، كما لا يوجد بها عروف والجبيات المتعسلة بها (الميكروسومات) • بارزة داخلها • وأربعون في المائة التي يتراوح قطرها عابين ١٠٠٠ انجستروم من وزنها ليبيدات وثلثاها فوسفوليبيدات هذا الى جانب أنه يتركز فيها

الضوئى وتكونه الميكروسومات الستار الخلفى المحب للصبيخة من المادة الأساسية السيتوبلازمية ، وهى غير متجانسة منحيث طبيعتها حيث قد وصفت منها عدة طرز ويعتبر بالاد وسيكفتر ١٩٥٦ ، الالكترونى ؛ انها تلتصق بالشبكة الاندوبلازمية أو بجزء منها (شكل الاندوبلازمية أو بجزء منها (شكل عند وضعها في محاليل دونها ازموزيا فانه لم يتبين وجود غشاء محدد لها ، كما لا يوجد بها عروف بارزة داخلها وأربعون في المائة

وبالرغم من تقرير وجود نشاط للاستراز وردكتاز DPN- سيتوكروم وتكوين التخثر فانه لا يعرف لهذا الجزء من السيتوبلازم وظائف خاصة وتشير الحقيقة الواقعة بأنها تكون حوالى خمس كتلة الخلية من حيث الوزن الا أنه لا بد أن يكون للميكروسومات دور هام في النشاط الطبيعي للخلية بينما يدل التركيز العالى للأحماض النووية الريبوزية فيها على نشاط في ابتناء البروتين و

النـــواة

النواة في الخلايا المصبوغة هي أكثر الأجسام التي في داخل الخليسة وضوحا ولفتا للنظر وعموما تظهر النواة بالخلايا النشيطة في الانقسام على شكل كروى غير أنها قد تتخذ أشكالا متنوعة في خلايا بعض الأنسية التي تم تميزها و فكرات الدم البيضاء المتعددة الأشكال النويات الموجدودة بدم الانسان قد أخذت اسمها من نوياتها الكثيرة التفصص و وكذلك فأن خلايا الغدد الغازلة ، في يرقات كثير من الحشرات ، نوياتها كثيرة التفرع والتفصص و

أما فى الخلايا الحية فقد تظهر النواة ، فى دور ما بين الانقسامين ، نفس الخواص البصرية التى يظهرها السيتوبلازم ، مما يجعل رؤية تغاصيلها البنائية عسيرة ، غير أن درجة كسر النواة للضوء تزداد مع دخول الخلية فى طور الانقسام ، مما يسمع باجراء دراسات للسلوك النووى فى الحالة الحية ، ولقد استعمل بنجاح لهذا الغرض الشعر السدائي لنبسسات الترادسكانتيا والخلايا العصبية والخلايا الامية للاسبرمات فى النطاطوأنواع مختلفة من الخلايا الحيوانية فى مزارع الانسجة ، وقد كان مجهر تباين الطور الضوئي وسيلة مفضلة فى مثل هذه الدراسات ،

وترجع قدرة النواة على الاصطباغ الى مادة الكروماتين الموجودة بها وهى مادة تتحد فى يسر وسرعة بمجموعة من الأصباغ القياسية ، مشل الهيماتوكسلين والكارمين والبنفسج المتبلور والاورسين وأخضر الميثيال والفوكسين القاعدى وهى طاهرة وسنهر باسم تفاعل فولمين أو التفاعل النووى _ ينتج عن أن الفوكسين

القاعدى له نزوع وتجاذب نوعى للمجموعات الالدهيدية التى تنكشف بعد التحلل المائى للحامض النووى الديزوكسى ريبوزى الذى يكون جزءا كبيرا من الكروماتين و والكروماتين هو المادة الوراثية فى النواة ، ويبدو فى النواة المصبوغة للخلايا غير المنقسمة كنسيج شبكى دقيق الحيوط أو كشبكية ويمتلى الجزء الباقى من النواة بسائل لا لون له وغير قابل للصبغ ، ويعرف بالعصير أو السائل النووى أو اللقب النووى و

واستخدام المثبتات والصبغات يجعل التفاصيل التركيبية النووية اكثر وضوحا منها في الحالة الحية مما جعل آكثر الدراسات السيتولوجية يجرى على مواد تعامل بطريقة خاصة لكى تظهر تركيبات معينة ومع وجسود أسباب قوية تحمل على الاعتقاد بأن الكروماتين في النواة ، التي في دور ما بين الانقسامات ، يكون في حالة تشتت وتميؤ مما يجعل « التثبيت » غير مناسب ، فقد تبين أن تثبيت الخلايا وهي في حالة انقسام يعطى صورة معقولة ، قريبة من الصحة ، للتركيب البنائي للكروماتين وقد تدعم هذا أيضا من دراسات الحلايا الحية بمجهر تباين الطور الضوئي و

وتظهر بالنواة المصبوغة ، بالاضافة الى الشبكة الكروماتينية ، أجسام مستديرة داكنة ، واحد أو آكثر في النواة الواحدة (شكل Y-Y) $^{\circ}$ وهذه الأجسام هي النويات (المفرد نوية) وتدل الكيفية التي تصطبغ بها النويات



شكل ٢ ــ ١٤ : الهيتروبكنوزية في كروموسومات النبات الحزازي بليا ابيفللا ٠ (١) في الدور التمهيدي ٠ (ب) في الدور النهائي المتأخر ٠ الحالة البكنوزية معرفة بأرقام تستمر الى الدور البيني لتكوين ما كان يعرف سابقا بالبروكروموسومات أو بادئات الكروموسومات ٠

على أنها غنية فى الهستونات ، وهى بروتينات منخفضة فى وزنها الجزيئى وكذلك فى محتواها من الحامض النووى الريبوزى • ويعرف أيضا أن النويات تتصل بمناطق معينة من الكروماتين تعمل بطريقة ما كمنظم للمادة النووية • وتكشف الصور المجهرية الالكترونية أن النويات ، من حيث كيفية بنائها ، ذات طبيعة ليفية ، غير أن هذا لم يتبين صحته فى جميع النويات أو فى جميع مراحل تكوينها •

كما قد توجد أجسام أخرى في نويات بعض الأنواع في دور مابين الانقسامات وتكون هذه الأجسام عادة عديدة • وقد أطلق عليها اسم بادئات الكروموسومات وذلك أنه كان يعتقد أنها المواد السبقية للكروموسومات أي ارْجِسُام الانشائية التي يحقق فيها الكروماتين تكوينه أثناء الانقسام • ويسود الاعتقاد الآن أن بادئات الكروموسومات هذه أو الكروموسومات ، كما سماها البعض ، هي أجزاء متخصصة من الكروماتين • تختلف عن باقيه في كونها تصطبخ بلون داكن في دور ما بين الانقسامات • ويمكن تبينها بسهولة في الحلايا الحضرية لكثير من النباتات مثل النبات الحزازي بليا (شكل ٢ - ١٤) والطماطم والامباتينز ، وكذلك في الأدوار الأولى للانقسام الميوزي في كثير من الكائنات • وتعرف هذه الحالة بالهيتروبكنوزية ، وهي حالة يعرضها أيضا الكروموسوم X في الحلايا الأمية الأسبرمية في النطاط · وظاهرة الحروج عن الطور هذه يختص بها نوع معين من الكروماتين يعرف بالهيتروكروماتين ٠ وتشعر الأدلة على أن الهيتروكروماتين خال نسبيا من الطراز العادي من الجينات الموجود باليوكروماتين الذي يكون الجزء الأعظم من غالبية الكروموسومات على أنه يمكن بيان أن الهيتروكروماتين ليس خاملا وراثيا عن طريق طبيعة هذه الكروموسومات في تعيين الجنس ، كالكروموسوم X في النطاطات وكذلك بالتأثيرات الأخرى والتي سوف تعالج في أبواب قادمة •

ومن زمن ، تعتبر النواة مركز السيطرة على الخلية ، حيث تحسدت الجينات آثارها في تناسق محكم بعضها مع بعض وكذلك فانه من المسلم به بوجه عام أن ما يسمى وحالة راحة ، للنواة ان هو الاطورها النشيط وراثيا من حيث تأثيراتها على التميز والتكوين ومعذلكفان النواة في نظر باحث الفسيولوجيا ان هي الاأرض جدباء خاملة ظلت غير قابلة للدراسة تجريبيا وذلك فيما عدا التغيرات المورفولوجية التي تطرأ على الكروموسومات أثناء انقسام الخلية وذلك لأن النواة حينما تتفاعل مع العوامل التجريبية

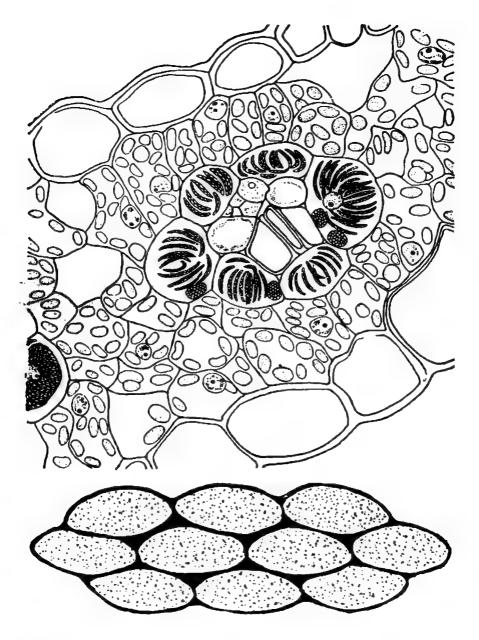
تتفاعل أيضا مع سيتوبلازم تغيرت حالته ويجب أن تؤخذ الظـواهر الناتجة في الاعتبار طبقا لذلك •

ومع هذا فقد أمكن جمع بعض الحقائق بعد أن سمحت الطرق والوسائل الفنية (تكنيك) ، الخاصة بتفكيك وهرس الخلايا وتعريضها لفعل القوة المركزية الطاردة ، بفصل النويات خالصة من السيتوبلازم (داونس ١٩٥٤) وظهر أن هذه النويات هي والنوية أيضا تتأثر أزموزيا فتنكمش أو تنتفغ كلما تغيرت القوة الازموزية في السيتوبلازم و ولكن هذا يحدث فيهما بدرجة أقل من السيتوبلازم ويؤخذ من هذا أنهما أكثر لزوجة منه وذلك ما دلت عليه أيضا وسائل تجريبية أخرى مثل الطرد المركزي و وعلى النقيض من السيتوبلازم ، لا نجد بالنواة فجوات ، غير أنه يبدو أن النوية قد تصبيح أحيانا ذات فجوات وليس للغشاء النووى القدرة على اصلاح ما قد يحدث به من عطب بالسهولة التي يستطيعها الغشاء البلازمي ومن المكن أن يعزى هذا الى كيفية بناء الغشاء الذي يعتبره بعض الباحثين أنه لا يعدو أن يكون حدا طوريا ، غير أن المجهر الالكتروني يبين أن الغشاء له بناء تركيبي معين ومن ناحية أخرى فأن الغشاء النووي ـ مهما كانت طبيعته ـ يحمل شحنة موجبة في حين أن الكروموسومات ذات شحنة سالبة كما يتبين من سلوكها عند وضعها في مجال مغنيطي .

وقد وجد عدد من الانزيمات في النويات المعزولة الا أنها ليست بالعدد ولا بالتنوع الذي توجد به في السيتوبلازم كما أنها لا تختلف في طبيعتها في شيء عن تلك التي تعرف أنها انزيمات سيتوبلازمية •

البلاستيدات

يوجد بداخل خلايا النباتات الخضراء أجسام واضحة لا يمكن مهما بالغنا في وصف أهميتها ايفاؤها حقها من التقدير وهذه الأجسسام هي البلاستيدات الخضراء التي تتصل اتصالا وثيقا بعملية التمثيل الضوئي (ميلثالر ١٩٥٥) أما شكلها وحجمها اللذان يختلفان كثيرا من نوع الى آخر فهما من خصائص النوع الذي توجد فيه غير أنه لا يتحتم وجودها في جميع أنسجة هذا النوع المعين (شكل ٢ ـ ١٥) .

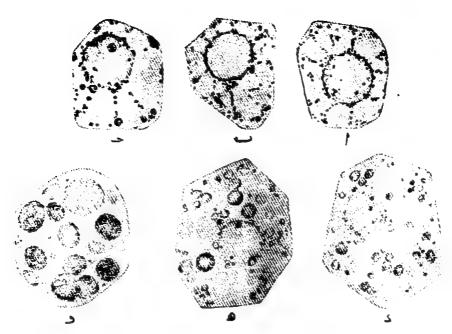


شكل ٢ _ ١٥ : البلاستيدات في ورقة الذرة ٠ (أعلى)بلاستيدات بيضية الشكل حاوية للنشأ داخل خلايا الطبقة البارنشيمية المفردة المحيطة بالحرمة الوعائية وكذلك البلاستيدات ذات الشكل المتميز في الخلايا الدعامية الخارجية ٠ (أسفل) بلاستيدة بيضية الشكل تبين ترتيب حبيبات النشا بها ٠ تحتوى كل بلاستيدة على ٢٠ حبيبة تقريبا ٠

وتوجد أنواع أخرى من البلاستيدات غير البلاسستيدات الخضراء فالبلاستيدات البيضاء وهي عديمة اللون توجد في كثير من الأنسجة التي لا تتعرض للضوء ، ففي درنات البطاطس مثلا تتحول الى بلاستيدات متخصصة و بلاستيدات نشوية ، تقوم بتكثيف السكر السداسي الى نشا وهسنده الوظيفة ليست مقصورة بأية حال على البلاستيدات البيضاء و فالبلاستيدات الخضراء التي توجد في خلايا الفلاف البارنشيمي لورقة نبات الذرة وكذلك الخضراء التي توجد في خلايا الفلاف البارنشيمي لورقة نبات الذرة وكذلك نباتات أفراد تحت عائلة البانيكويدي من النجيليات ، تصنع النسسسا ولكنها على ما يظهر لا تعمل في التمثيل الضوئي (رودز وكارفالو ١٩٤٤) ويظهر أن حبيبات النشا تتكون في فجوات داخل البلاستيدة وقد تحتسوي البلاستيدة على عدد من الحبيبات يصل الى أربعين حبة و أما البلاستيدات المستيدات المستيدات الحسضراء اللونة التي توجد في الثمار والأزهار فانها تحتسوي على مسواد ملونة كالكاروتين والزانوفيل اللتين توجدان أيضا في عمليات التمثيل الضسوئي ومن يبدو أنهما تشتركان مع الكلوروفيل في عمليات التمثيل الضوئي وأما البلاستيدات الزيتية فيبدو أنها بلاستيدات بيضاء متخصصة و

ويظهر أن الطرز المختلفة من البلاستيدات متماثلة النوع بعضها مع بعض فيمكن لكل طراز منها أن يتحول الى الطراز الآخر · فمثلا اذا تعرضت لضوء الشمس البلاستيدات النشوية في درنة البطاطس النامية فسرعان ما يتكون بها الكلوروفيل وتعمل كبلاستيدة خضراء · وتسلك البلاستيدات داخل الحلايا مسلك الأجسام ذات القدرة على التكاثر الذاتي ولو أنها ليست بالضرورة مستقلة تماما ، وتتوزع بطريقة عشوائية تقريبا أثناء الانقسام الخلوى أما في الأنواع التي لا تحتوى فيها الخلية على غير بلاستيدة واحدة ، كما في كثير من أنواع الطحالب فان البلاستيدة تنقسم الى اثنتين مع كل انقسام للنواة من أنواع الطحالب فان البلاستيدة تنقسم الى اثنتين مع كل انقسام للنواة والسيتوبلازم · وفي النباتات الراقية يتزايد عدد البلاستيدات الخضراءفيها عن طريق عملية انقسام بسيطة للبلاستيدات ، غير أن هذا الانقسام ليس مرتبطا من حيث الزمن مع انقسام الحلية ككل ·

وهناك بعض الاختلاف فى الرأى من حيث علاقة البلاستيدات بغيرها من مكونات السيتوبلازم فهناك أجسام تسمى و بادئات البلاستيدات ، تتدرج فى الحجم تدرجا يصل الى حجم البلاستيدات العادية (شكل ٢ ـ ١٦) مما يدل على أن البلاستيدات تنشأ من جسيمات أصغر حجما منها • ولايزال منشأ بادئات البلاستيدات موضع شك • ولكن هناك اعتقادا بأنها متماثلة أو مستقة من الميتوكوندرات والتى تتشابه معها فى الشكل والحجم • ويساند



شكل ٢ ـ ١٦ : تكوين البلاستيدات اتخفراء من البروبلاستيدات في خلية من الميزوفيل في الذرة ٠

هذا الاعتقاد جزئيا التماثل في التركيب الكيميائي الموجود بين البلاستيدات والميتوكوندرات والميتوكوندرات من البروتين الليبيدي وقد أعطت البلاسستيدات الخضراء يتكون غالبها من البروتين الليبيدي وقد أعطت البلاسستيدات الخضراء المأخوذة من أوراق الاسفاناخ ٥٦٪ من البروتين و ٣٣٪ من الليبيدات (فراى ويسلنج ١٩٤٨) وهي أرقام لا تختلف كثيرا عن لبيانات الخاصة بالتركيب الكيميائي للميتوكوندرات والبلاسستيدات فوق ذلك غنية في الانظمة الانزيمية حيث أمكن التعرف فيها على انزيمات أكسدة عديد الفينسول وأنزيمات نزع الهيدروجين وأنزيم أكسدة السيتوكروم وأنزيمات الفسفرة وأنزيم تحليل الماء الى جانب غيرها من الانزيمات (واير ، وستوكنج ١٩٥٢) وومن ناحية أخرى فان هذه الأجسام قد تحوى قليلا أو لاتحوى شيئا من الخامض النووى الريبوزى الموجود بوفرة في الميتوكوندرات والميكروسومات والى جانب معرفتنا أنه يمكن للبلاستيدات الطافرة أن تنتقل دون تغير من جيل حانب معرفتنا أنه يمكن للبلاستيدات الطافرة أن تنتقل دون تغير من جيل الميتوكوندرات واما أنها لا تنشئ من جديد في كل جيل خلوى من جسيمات الميتوكوندرات واما أنها لا تنشئ من جديد في كل جيل خلوى من جسيمات الميتوبلازمية أقل درجة في تميزها و

يتركز اهتمام باحث الوراثة السيتولوجية بتركيب البلاسسستيدات وسلوكها ، حول الحقيقة المعروفة بأنه توجد أنواع كثيرة من تغسيرات الكلوروفيل والبرقشة ، والى جانب أنها تستخدم كعوامل وراثية واسمة نافعة فانها أيضا ذات فائدة فى تقرير ما اذا كان فى مقدور البلاستيدة أن تعمل داخل السيتوبلازم كجسم ذاتى الاستقلال ، وأنه تابع دائما للسيطرة الجينية فلقد درس وراثيا الكثير من التغيرات الخاصة بالكلوروفيل فى نبات الذرة وهى تتدرج من حيث لون الورقة من الأبيض الى الأصغر ثم الى درجات مختلفة من الأخضر ووجد أنها تتبع وراثة مندلية بسيطة ، ويظهر أن الجينات الطافرة تخلق حالة سيتوبلازمية غير ملائمة للتكوين الكامل للبلاستيدات والتأدية التامة لوظيفتها ، وغالبا _ ولكن ليس دائما _ ما يرتبط حجمه البلاستيدة بما ينتج فيها من كلوروفيل (شفارتز ١٩٤٩) ،

وفى الطرز الطافرة المختلفة ، تبدو بادئات البلاستيدات طبيعية (عادية) ولكن التركيب العاملي الخاص بكل منها يمكن أن يؤدى الى حدوث نقص كلوروفيلي والى بلاستيدات شاذة نتيجة اما لتأخر في تكوينها أو لوقوع اضمحلال بها .

وتدل الدراسات الحديثة الحاصة بكيفية بناء البلاستيدات الحفيراء ، على أنها كالميتوكوندرات معقدة التركيب الداخل (شكل ١ – ٢ و ٢ – ١٧) (ليون ١٩٥٦ وفون فتشتاين ١٩٥٤ وليون وفون فتشتاين ١٩٥٥ ويتكون وشتينمان وجستراند ١٩٥٥ وستابي وفون فتشتاين ١٩٥٥) ويتكون جسم البلاستيدة من جسيمات قرصية الشكل تسمى « الجرانا ، تتكون من صفائح متوازية ، ويبدو أن هذه تبنى نتيجة تجمع صفيحات تنشا أثناء تكوين البلاستيدة وترقد هذه الاقراص في مهذ أو استروما أقل تنظيما ويحتمل أن الكلوروفيل في البلاستيدات ينتشر فوق سطح الصفائح مما ينشأ عنه زيادة هائلة في مساحات السطوح في هذا العضى فتزداد بذلك كفايته في التمثيل الكلوروفيل ،

ومن الأمور ذات الأهمية الخاصة تأثير الطفرات على التركيب البنائي للبلامستيدات (شكل ٢ ــ ١٧) ، ففي الشعير (فون فتشتاين ١٩٥٦) نجد أن للبلاستيدات العادية هيئة منتظمة من الاستروما والجرانا ، في حين أنها في الطافر (البينو) تفشل في التكوين فلا تتعدى مرحلة معينة حيث لا تتكون الاستروما ولا الجرانا ، أما في الطافر الأخضر المصغر وزائثا ٣، فانها تنمو الى



شكل ٢ ـ ١٧ : صورتان فوتوغرافيتان بالمجهر الالكترونى للبلاستيدات الخضراء في الشعير ٠ (أعلى) جزء صغير من بالاستيدة خضراء عادية تامة التكوين تبين التركيب البنائي الصفائحي للجرانا القرصية الشكل وكذلك الاستروما وهي أقل تنظيما نوعا ما ٠ والمسافة بين الصفائح حوال ٣٠ أنجسترما والمسافة الخالية الى البسار كانت مشفولة بحبيبة نشوية ٠ (أصفل) بلاستيدة خضراء من الطافر د زانتا ٣ ع لم يستكمل فيها التكوين لتوقفه وفشلت الجسسرانا والاستروما في أن تتكون ، وتجمعت كنلة من الحبيبات المحبة للازميوم *

ما بعد ذلك بقليل ولكنه بدلا من الطابع المنتظم للتركيب الداخل تجدتركيزا شديدا من حبيبات شديدة الميل للأزميوم • وهذه الحبيبات تظهر طبيعيا خلال التكوين الطبيعى ولكن ليس بهذه الأعداد الكبيرة • ولقد قدم الاقتراح بأنها تمثل ناتجا فرعيا لتفاعل داخل البلاستيدة يقف عند هذا الحد دون تقدم • فاذا كان هذا صحيحا فإن الحبيبات ما هى الا النتيجة المورفولوجية لعرقلة كيميائية لسلسلة من التفاعلات • وفى الاونوثيرا (استابى وفون فتشتاين ١٩٥٥) ، يكون أحد طوافر « الأصفر والأخضر » من طراز سوافيولنز فى الأوراق الصغيرة بلاستيدات تبدو عادية ولكن عند بلوغ الأوراق غاية نموها تبدأ البلاستيدات فى الاضمحلال فلا تؤدى عملها أداء صحيحا •

وتدل هذه الدراسات على أن المجهر الالكتروني يهيى وسيلة قوية للربط بين التركيب البنائي والوظيفة بحيث يجعله أكثر معنى ودلالة • ولا شك في أن أجراء مثل هذه الدراسات على العدد الكبير من طفرات الكلوروفيل التي تعرف في الذرة يكون عظيم القيمة •

ولقد استعرض رودز (١٩٤٦) حديثا حالات البرقشة الكلوروفيلية التى تتبع نظاما لا مندليا فى وراثتها • وتشمل هذه الحالات ، فيما تشمل ،الحالة الشهيرة المعروفة « بحالة البرقشة البيضاء » وهى الطراز الذى وصف كورنز فى نبات الميرابليس جالابا ، والتى فيها تعطى الأفرع الحضراء نسلا أخضر ، والأفرع البيضاء نسلا أبيض ، والأفرع المبرقشة نسلا أخضر وأبيض ومبرقشا ، وذلك بغض النظر ، فى جميع هذه الحالات ، عن لون أوراق النبات الأب الذى أخذ منه اللقاح •

ومن المكن أعطاء تفسيرين لهذه الظاهرة ، فنستطيع فرض وجود نوعين من البلاستيدات أحدهما أخضر والشانى أبيض » وأن انعزالا بين هذه البلاستيدات يحدث فى الخلايا الجسمية ينشأ عنه ظهبور مساحات خضراء وأخرى بيضاء على النبات ° ولا تنتقل البلاستيدات الى النسل الا عن طريق الكيس الجنينى التابع للأم ° وقد استخدم باور هذا الفرض فى تفسير الطفرات الجسمية المحيطية التى تظهر فى نبات البلارجونيوم زونال ، ويعزز هذا الفرض فى الحالة السابقة الدراسات السيتولوجية فى هذا النسوع النباتى والتى أجريت فى الانترهينم ماجوس (مالى ، ووايلد ١٩٥٦) ، غير أنه لم يوجد نوعان من البلاستيدات فى نبات الميرابليس ، ويعتقد كورنز أن

حالة سيتوبلازمية هي المسئولة عن طراز الوراثة المعروف بحالة البرقشة البيضاء وأنه من الضروري اذا صح هذا ، أن نفرض أن مكونا سيتوبلازميا ، يسيطر على سلوك البلاستيدات ، له القدرة على الانعزال في الخلايا الجسمية ، وسواء اصطلحنا أو لم نصطلح على تسمية هذا المكون بأنه جين بلازمي ، أو غيره ، أو مكون آخر لا يقل عنهما ، فالأمر في الوقت الحاضر لا يخرج عن كونه مجرد اختيار ، والبرهان على صحة أي من هذه الحالات عسير ، ولو أنه كما بينا سابقا في الجزء الحاص بالسيتوبلازم ، فان تمييز وتعريف عوامل حبيبية على أنها هي الأساس للسلوك الوراثي الذي يتعين سيتوبلازميا في كثير من الكائنات يجب اعتباره كنقطة ارتكاز يعاد على ضوئها البحث لحالات البرقشة الكلوروفيلية ،

غير أن الدراسات التي أجراها رودز (١٩٤٦) على الجين أيوجاب (ij) في الذرة تشير إلى أن في مقدورة البلاستيدة أن تطفر ، وإن تتكاثر بعد ذلك محتفظة بالتغير الجديد • والنباتات الأصيلة للاليل (ij) مخططة بالأخضر والأبيض • وتظهر خطوط صفراء اذا وقعت خلاياً من الطبقة المتوسطة للورقة (الميزوفيل) تحمل بلاستيدات عادية الحجم فوق طبقات الخلايا العديمة اللون تحمل بلاستيدات غير تامة التكوين • وفي هذه المناطق تظهر البلاستيدات في الميزوفيل باهتة عن البلاستيدات العادية في المناطق الخضراء بأكملها • ويبدو أنه يمكن لمادة قابلة للانتشار أن تتسرب الى الميزوفيل من المنطقة غير الملونة وتعرقل تكوين الكلوروفيل في الحلايا العادية • وعلى هذا يبدو أن عمل الجين (ij) واقع على السيتوبلازم أكثر منه على البلاسيتيدات مباشرة • غير أنه قد أمكن لرودز أن يبين ، عن طريق نظام مناسب للتربية ، أن البلاستيدات الطافرة لا ترتد الى الحالة العادية حتى في وجود الاليل العادي للجين (ij) وعلى هذا يظهر أنه يمكن للبلاستيدة ، في بعض الحالات على الأقل ، أن يطرأ عليها تغيير دائم (رودز ١٩٥٤) • وعلى هذا النحو يمكن اعتبار البلاستيدة وحدة ذات استقلال ذاتي أي جين بلاستيدي ر بلاستوجن ، ف ومما يدعم هــذا الرأى بقـوة دراسـات رنر (١٩٣٤ ، ١٩٣٦) على الاونوثيرا حيث أمكن رنر أن يبين أنه من المكن للبلاستيدات التابعة لنوع من الاونوثيرا أن تعيش مع نواة وفي سيتوبلازم الأنواع الأخرى خلال عدة أجيال ومع ذلك يمكن استعادتها دون أى تغيير في صفاتها النوعية • وعلى هذا الأساس لا يمكن اعتبار الجين النووى أنه الجسم الحبيبي الوحيد القادر على الطفور • كما أنه اذا كانت البلاستيدات تنشأ

من الميتوكوندرات ، فأن الأخيرة أيضا يجب أن تكون بدورها عرضة لحدوث تغير دائم حتى تهيىء للسيتوبلازم وحدات وراثية قابلة للانتقال وذات طبيعة .

مـــواد جولجي

تكشف عادة معاملة الخلايا الحيوانية عند استخدام تكنيك لترسيب الازميوم أو الفضة ، على هيئة راسب داكن اللون ، سلسلة من الأجسام المفصصة أو شبكة من الخطوط المتصلة نوعا ما (شكل ٢ ـ ١٠) • وهي في مجبوعها تكون ما يعرف « بمواد جولجي » نسبة الى مكتشفها ويشير وجودما الواضح في الحلايا المفرزة ، وكذلك الحقيقة المعروفة عنها بأنها ذات علاقة بالنشاط الافرازى ، بقوة الى أنها قد تكون ذات شأن في بناء أو تجميع المواد داخل الحلية ، وقد ذكر البعض أيضا أن هذه الأجسام قد تهيى، أغشية تكثيف تمتص المواد المختلفة ، ربما لاستخدامها في وظائف الابتناء في الخلية ،

ووجد فيتامين C متجمعا في تركيزات عالية نوعا ما داخل مواد جولجي في الحلايا الجنينية التي في دور التميز ، والتي تعمل بنشاط في ابتناء المواد ، ولقد اقترح البعض أن هذا الاختزان لفيتامين C يمكن حدوثه لسبب أن مواد جولجي تهييء في السيتوبلازم حيزا منفصلا ذا قدرة اختزالية عالية تمنع أكسدة المواد المستعملة في الابتناء عندما تنشهملات الأيض في الحلية (بورن ١٩٥١) .

ومواد جولجى كالميتوكوندرات تتركب كيميائيا من بروتينات ليبيدية وفى الحالات التى تظهر فيها كأجسام مميزة ، تبدو أنها مكونة من قشرة خارجية ولب داخلى وهى أيضا تتوزع على نحو مماثل ، إلى الحلايا الشقيقة أنناء الانقسام الميتوزى بطريقة كمية تقريبية .

أما فى الخلايا النباتية ، فانه لم يتوافر للآن اظهار مواد جولجى بحالة واضحة ، بل ان هناك شكا فى وجودها اطلاقا فى النباتات ، ولا يتمسك بالاعتقاد فى وجودها سوى الباحثين الذين يشعرون بان مواد جولجى لهان ، بطريقة ما ، فى تكوين الفجوات ،

ولكن أتخذ بالاد وكلود حديثًا (١٩٤٩) موقفًا يلقى ظلا من الشك على حقيقة مواد جولجي ووجودها حتى في الخلايا الحيوانية • وهما يعتبرانها مظهرا مصطنعا من المايلين ليبيد يتكون تدريجيا أثناء عمليات التثبيت التي يجب اجراؤها لبيان وجود مواد جولجي • وقد نجحا في بيان وجود قطرات أو مشتملات كاسرة للضوء في الحلايا الحية داخل الحيز المعروف بمنطقة جولجي ، وأنه يمكن لهذه القطرات تحت تأثير كحول الإيثايل وكذلك المثبتات العادية لمواد جولجي ، أن تتحول الى أجسام متعددة الأشكال تشبه تلك التي تأخذ صبغات مواد جولجي ٠ ويفوق عدد هذه القطرات في الخلايا النشيطة في عمليات الأيض ، عددها في الخلايا القليلة النشاط تماما كما هو معروف عن مواد جولجي • وكانت الحقيقة بأن هذه القطرات ذات طبيعة مايلينية هي التي دعت بالاد وكلود الى القبول بأن الفروض الخاصبة بالأهمية الوظيفية لمواد جولجي في أيض الخلية ليس لها أساس من الصحة • على أنه بصرف النظر عن أية وظيفة أيضية لها أو عدم وجود عمل مطلقا تقوم به هذه القطرات لمصلحة عمران الخلية ، فإن الطريقة التي تتوزع بها ووفرة العدد الذي توجد به واللتان يمكن ربطهما بالنشاط الخلوي تسمان الخليــــة بسمة تركيبية ، يمكن ادراكها عند صبغها بالطرق المناسبة • وسواء أطلق على هذه الوحدة المورفولوجيه اسم « التكوين المايليني » أو « مواد جولجي » فان الأمر يبدو مجرد اختيار • وعلى الأخص منذ أن بين جستراند وهانزون (١٩٥٤) بالمجهر الالكتروني أن مسواد جولجي تتركب من أغشسية ومسادة اساسية وحيييات

الفجــوات

تظهر الفجوات بوضوح في سيتوبلازم الخلايا النباتية ، وفي وضوح أقل في الخلايا الحيوانية ، وتحدوي سائلا يعدف بالعصير الخلوى وتكدون صغيرة نسبيا أو غائبة في الخلايا التي تتسم بنشاط ، ولكن بمجرد أن تمر الخلية الى حالة التميز تؤدى زيادة حجم الفجدوات وتجمعها الى ضغط السيّتوبلازم والنواة نحو حافة الخلية كما نرى مثلا في الخلايا البارنشيمية النموذجية ،

وتحتوى الفجوات العصيرية على أحماض عضوية وأملاح وسكرات ومواد

ملونة (أصباغ) في حالة ذائبة ويحوطها غشاء يعرف بالتونوبلاست ويعتبر جيليرموند ١٩٤١ أن الفجوات أنظمة غروية ذات قدرة تشربية قدوية فهى على هذا النحو لا تعتبر جزءا حيا من البروتوبلازم بل انها مجرد حيز يلقى فيه بالمواد الاحتياطة المراد تخزينها أو بنواتج النفاية وليس هناك شك في وجود تبادل نشيط للمواد مع الستوبلازم خلال التونوبلاست والغشساء البلازمي المجاور و

ولا تزال نشأة الفجوات أمرا يكتنفه بعض الغموض وذلك بالرغم من أن الاتفاق عام على أنها ، خلافا للميتوكوندرات والبلاستيدات ومواد جولجى ، يمكنها أن تنشأ تلقائيا من جديد ، أى أنها يمكنها أن تتكون ذاتيا وليس عن طريق فجوة سابقة الوجود ، وتدل تجارب فيفر التي أوضحت أنه يمكنن لبلورات الاسباراجين داخل البلازموديوم أن تتسبب في حدوث فجوات ، على أن أية مادة غروية أو محبة للماء في السيتوبلازم تستطيع أن تكون مادة سبقية للفجوة ، وفي كثير من الحيوانات الأولية (البروتوزوا) تتكون سبقية للفجوة ، وفي كثير من الحيوانات الغذاء مثل البكتيريا التي ابتلعت، وبعد ذلك تفرز الفجوات فضلات النفاية الى الخارج ، وكثيرا ما شوهد أن لها القدرة على النبض المنتظم ،

وينشأ اهتمام المستغل بوراثة النبات بالفجوات من الحقيقة المعروفة بأن العصير الخلوى يحوى بعض المواد الملونة والمواد المصاحبة لها ، التى تعين لون الزهرة والورقة والثمرة • وتعتبر الفلافونات والانثوسيانينات التى هى نواتج مؤكسدة للفلافونات مما تتميز به هذه المواد الملونة القابلة للذوبان في الماء • فالأول يعين اللون الأصفر في بعض الأزهار المعينة مثل حنك السبع أو الانترهينم • غير أن الفلافونات ومشتقات الفلافونات توجيد بكميات مخففة نسبيا وغالبا تكون مستترة وراء المواد الملونة الأخرى الموجودة في المصير الخلوى وكذلك التى في البلاستيدات •

أما الانثوسيانينات وهى التى توجد بوفرة فى فجوات خلايا النباتات البنرية فانها تعين اللون الأحمر والأزرق والقرمزى للأوراق والأزهار والعمار أو حتى السيقان ويتقرر اللون المعين بواحد أو أكثر من ثلاثة عوامل: الأس الهيدروجينى (pH) للعصير الخلوى والطراز المعين لجرى الانثوسيانين المسوجود ، وكمية الانثوسيانين فى الفجوة وقد أمكن بيان أن لكل

من هذه المواد الثلاثة أساس وراثى • وكدليل للأس الهيدوجينى تزداد زرقة الانثوسيانينات مع أرتفاع الأس الهيدوجينى عنها مع انخفاضه • ويسيطر على الأس الهيدوجينى فى خلايا البتلات لنبات البرميولا زوج من الجينات فتتحكم الصورة المتنحية لجين الأس الهيدروجينى عند القيمة • ٦٠ لتعطى زهرة زرقاء اللون والصورة السائدة عند القيمة ٣ره لتعطى زهرة باللون ماجنتا (هالدين ١٩٥٤) • كما تعرف جينات معينة تغير من تركيب جزىء الانثوسيانين (شكل ٢ – ١٨) • ويدخل تحت السيطرة الجينية عدد وموضع الشقوق ايد و ك يد ٣ والسكر ، ويصحب كل تغير فى لون عدد وموضع الشقوق ايد و ك يد ٣ والسكر ، ويصحب كل تغير تغير فى لون

السنتروسوم (الجسم المركزي)

توجد منطقة ذات نشاط يتصل بانقسام الخلية تجاور الجانب الخارجى للغشاء النووى لخلايا الكثير من الحيوانات وفى بعض النباتات الدنيئة وهذه هى السنتروسوم وتبدو فى الخلايا التى ليست فى دور الانقسام كمنطقة رائقة تظهر مطمورة فيها أحيانا حبيبية داكنة اللون هى السنتريول (أو الحبيبة المركزية) وعند وجودها تكون اما مفردة واما مزدوجة وخلال النشاط الخلوى فى الانقسام تتخذ حبيبتا السنتريول موضعيهما عند طرفى النواة حيث تكونان مركزى الجلتنة (التهلم) اللذين ينشأ منهما الشعاع النجمى وكذلك الحيوط التى يتكون منها المغزل و

ولا تشمل خلايا النباتات الراقية ، بصغة عامة ، سنتروسوما (جسما مركزيا) كالذى يوجد فى الخلايا الحيوانية ولو أن بعض الأنواع النباتية الأقل رقيا مثل الحززيات والسرخسيات والسيكاديات والجنكوات يظهر بها السنتروسوم أثناء تميز الجاميطات الذكرية المتحركة ، ويظهر أن للسنتروسوم دورا فى تقرير تكوين التركيبات البنائية السوطية حيث تتخذ السنتريول (الحبيبة المركزية) شكل الحبيبة القاعدية ، وقد تفتقد السنتريول فى بعض أنواع الفطر كما قد تكون موجودة فى البعض الآخر ، وكذلك الحال فى الطحالب ، ويحل محل السنتروسوم فى الخلايا المنقسمة فى النباتات الراقية قلنسوة قطبية وهى مساحة رائقة مشتقة ، وفقا لرأى بعض الباحثين ، من العصير النووى الذى يرتشم خلال الغشاء النووى ،

شكل T = 11 : مثل لمستقات من الانثوسيانين يعكم تكوينها الجينات في نبات ورد ربيع الكاب معتربوكاربوس الجين T يجمعل جميع جزئيات المستق تقريبا من الطواز الثنائي الجليكوزيد والمبين المجليكوزيد فقط بينما يسمع المتنحى T بوجود خليط من أحادي وثنائي الجليكوزيد مق السكر الى اليمين فقط حيث يشغل الموضع اليسارى شق أيد ويتسبب الجين T في الهدركسلة أو الميثلة عند الموضع T في حلقة الفينيل الجانبية لعطى المستق السيانيدين أو المستق بيونيدين و بينما يؤدى الجينان T مما الى الميثلة في كلا الموضعين T و ه لتمطى المستق ملفيدين وينتج التشكيل الجزيئي الملوى عندما T في الحالة المتنحية الأصلية و

كلما انكمش الغشاء الى الداخل عند القطبين • ولا تزال علاقة هذه القلنسوة أو تماثلها مع السنتروسوم الموجود في الخلايا الحيوانية مثار جدل رغم أن المفروض أنها ذات نشاط في تكوين المغزل •

ونظرا الى الحاجة الى مناقشة تفصيلية لدور السنتروسوم أثنها الانقسام الخلوى فان استمرار معالجة الموضوع سوف يرجأ الى باب قادم ٠

الباب الثالث

الانقسام الخلوي والاتحاد الجاميطى

هناك عمليتان تنظمان وتحققان استمرار النوع من جيل الى الذى يليه وهما اجمالا « اتحاد أو اندماج الخلايا » و « انقسام الخلايا » و والعملية الأخيرة من خصائص جميع الكائنات الخلوية بينما لا توجد الأولى الا فى الكائنات التى تنتج خلايا جنسية أو جاميطات •

وانقسام الحلايا في الكائنات وحيدة الحلية هو عملية تكاثر لا جنسي • ويؤدى فقط الى زيادة في العدد الكلى للأفراد • أما في الكائنات العديدة الخلايا فان انقسام الخلايا هو مظهر للنمو ويصحبه عادة ازدياد في حجم الخلية وتميزها •

أما اندماج الخلايا , أو الاندماج الجاميطى , فهو جزء من عملية التكاثر الجنسى ، وهو يشمل اندماج الجاميطات ، التي قد تكون متشابهة أو غير متشابهة مورفولوجيا وذلك تبعا للنوع .

وفد يقتصر الاندماج الفعلى في النباتات والحيوانات الراقية على الأجزاء النووية للخلية في جين يستبعد من العملية أغلب الجزء السيتوبلازمي من الخلية المذكرة , غير أن الاتحاد بين خليتين كاملتين يحدث في كثير من انواع الطحالب والفطر •

ويلازم الاتحاد أو الاندماج الجاميطي بوع محور من الانقسام يعسرف بالانقسام الميوزي و وهو من الوجهة الوراثية ، معادل ومضاد للاتحاد الجاميطي فحين يزيد الأخير عدد الكروموسومات عن طريق اندماج النسواتين فان العملية الميوزية تختزل هذا العدد ثانية عن طريق نهج معين من الانقسام •

والالمام التفصيلي بهذه العمليات الثلاث من المستلزمات الضرورية لتفهم الوراثة • ويتبين من اجراء تفسير ميكانيكيات الاندماج الحلوى والانقسام

أن لانتقال الخصائص الوراثية أساسا ماديا من البناء التركيبي والوظيفة ، وهو في ثباته وانتظام حدوثه ، غاية في الروعة ويدعو الى الاعجاب وسيبحث هذا الباب النواحي الوصفية للانقسام الخلوي والانقسام الميوزي والاتحاد الجاميطي بالاضافة الى بيان مدلولاتها الوراثية • آما التحليل التفصيصيلي للأحداث التي تقع في كل منها فسوف ترجأ الى أبواب قادمة •

الانقسام الميتوزى

يحتوى جسم الرجل البالغ حوالى ١٤١٠ خلية • ولا يقف الأمر عنسد تكوين هذه الخلايا وتميزها فى فترة الزمن التى يحتاج اليها الجسم لتصل أجزاؤه الى الحجم المتناسب مع البلوغ ، بل لابد أن يكون هناك تعويض مستمر للخلايا التى أتمت دورة حياتها وانتهت بالانحلال •

ويمكن تمثيل موضوع تعويض الخلايا بما يجرى لكرات اللم العقراة فى الانسان ، حيث انه من المعروف أن هذه الكرات حياتها قصيرة نسبيا تبلغ حوالى مائة يوم • وذلك استنادا الى التقديرات التى عملت بعد وسمها بالنظائر المشعة • وتفقد هذه الخلايا نوياتها بعد انطلاقها من الانسجة الخاصة بتكوين الدم فى طريقها الى مجرى الدم حيث تؤدى عملها بعض الوقت ثم تموت ، وتحل مكانها خلايا حديثة التكوين ويحتفظ بالعدد الكلى للخلايا عند مستوى ثابت معقول •

وتعتبر قرنية العين في الحيوانات الثديية نسيجاً آخر يمثل الحاجة المستمرة لتعويض الحلايا ، حيث انه عند موت الحالايا الحارجية للقرنية وانسلاخها عما تحتها ، فان خلايا حديثة من الطبقات التي تحتها ، والتي تعيش في حالة انقسام دائم ، تتحرك الى موضعها وتأخذ مكانها .

وهكذا نجد أنه في كل كائن محتاج الى النمو أو لتعويض الخلايا ، لابد للانقسام الميتوزى أن يستمر في الحدوث وبمعدل ولفترة من الوقت يتعينان طبقا لحاجات الكائن وتركيبه الوراثيوعمرهوظروفه البيئية ولربما كان معدل الانقسام في أنسجة تكوين الدم أعلى منه في القرنية نظرا لزيادة الحاجة الى التعويض في الأولى ، والمعدل في كليهما أعلى منه في الكلى أو الكبد

اللتين تعتبران بمقارنتهما مع الأنسجة الأخرى من حيث حصيلة تغيير الحلايا عضوين ثابتين نسبيا •

ان المدة التى يستمر قيها انقسام الخلايا حتى يصل الفرد الى حجم البلوغ تتوقف الى حد كبير على مقدار هذا الحجم فى هذه المرحلة • فالفأر والانسان والحوت وهى ,جميعا حيوانات ثدييه وخلاياها جميعا بنفس الأبعاد تقريبا ، ترجع الاختلافات فى أحجامها الى اختلافها فى عدد الخلايا واختلافها فى طول المدة التى يستمر فيها تكاثر الخلايا (من أجل النمو وليس من أجل تعويض الخلايا أو ترميم الأنسجة) •

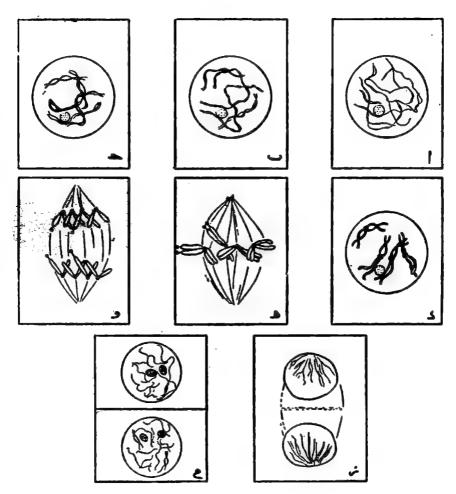
ويختلف الانقسام الخلوى من نوع الى آخر اختلافا واسعا فى عدة نواح ، غير أن العمليات والنتائج الجوهرية هى فى أساسها متماثلة فىجميع الكائنات • فهى تهيى وسيلة لازدياد عدد الخلايا أو عدد الأفراد وهى فى دقة حدوثها كفيلة بأن توزع الحبيبات الأساسية للتوارث ، الجينات ، التى تحملها الكروموسومات ، توزيعا نوعيا وكميا بين الحلايا الشقيقة •

ولمجرد التبسيط ، قسمت عملية الانقسام الى خمسة أدوار : الدور البينى (ما بين الانقسامين) ، والدور التمهيدى ، والدور الاستوائى ، والدور الانقصالى ، والدور النهائى (شكلا ٣ ـ ١ ، ٣ ـ ٣) ، الا أنه يجب ادراك أنه رغم أن هذه المراحل المختلفة يسهل تميين كل منها عن الأخرى عن طريق بعض المظاهر الخاصة والمعالم الواضحة ، فان عملية الانقسام الحلوى هى عملية ديناميكية متصلة تمر كل مرحلة من مراحلها الى التى تليها دون ادراك تقريبا للحظات الانتقال ، وقد تبين ذلك جليا من الصور المتحركة للخلايا أثناء الانقسام ، ويتمين الدوران الاستوائى والانفصالى بأنهما أسهلها فى التعريف نتيجة لشدة تحديدهما وعدم تداخلهما مع المراحل الأخرى ، ويمكن تجزئة العملية كلها الى قسمين : انقسام النواة وانقسام السيتوبلازم ، وطالما يستعمل الاصطلاح « الانقسام الميتوزى » الذي هو مرادف للاصطلاح وطالما النووى » للدلالة على الانقسام المنوى في مجموعه ، ولكنه في مدلوله الأصلى الدقيق يجب ألا يشمل غير الانقسام النووى ،

الدور البيني (انترفيز)

تتميز الخلايا في الدور البيني (ما بين الانقسامات) أو دور الراحة

بنواة غير واضحة التركيب البنائى أو لا يظهر منه الا القليل , فيما عسدا النويات وبوادى الكروموسومات (البروكروموسومات) التى ترى كأجسام داكنة الصبغة وتكون النوية عادة هى أشدهما وضوحا .



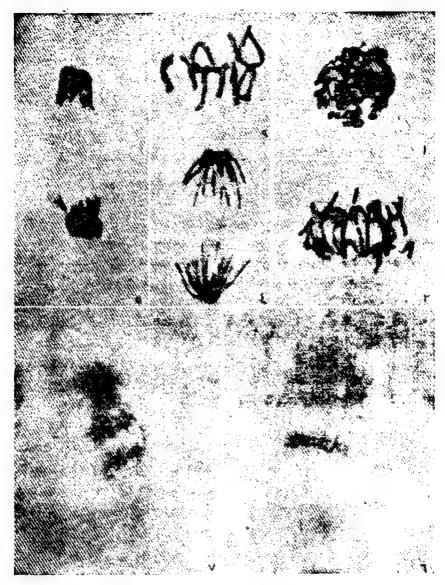
شكل ٣ ــ ١ : تمثيل تخطيطي الأدوار الانقسام الخلوى الجسمي (الميتوزي) • (أ) دور تمهيدي مبكر جدا • (ب) دور تمهيدي مبكر - (ج) دور تمهيدي وسطي • (د) دور تمهيدي متأخر • (هـ) دور استوائي • (و) دور انفصالي • (ز) دور نهائي • (ح) دور بيتي النويات مبيئة كأجسام منقرطة • والصفيحة الخلوية المبيئة في (ز) تتكون فقط في الخلايا النباتية •

والنواة في الحالة الحية متجانسة ضوئيا وتأخذ قليلا من الصبغة في الحالة المثبتة مما قد يدل على أن الأحماض النووية الموجودة بالكروموسومات

في حالة تشتت شديد لا يساعدها على امتصاص كثير من الصبغة • ونتيجة لذلك تظهر الكروموسومات رفيعة جدا ومتعرجة وتظهر في شكل شسبكة باهتــة الاصطباغ • ومن المحتمــل أن التميــؤ العــالي للكروموســومات في هذا الوقت يقلل أيضا من قدرتها الاصطباغية • وقد كانت هذه الحالة هي السبب في نشأة الاعتقاد بأن الكروموسومات تختفي كوحدات ذات كيان خلال دور ما بين الانقسامات ، ولكن المعتقد الآن أن ذلك بعيد الاحتمال جدا ، فوجود بوادي الكروموسومات هو أحد الأدلة على وجودها المستمر ٠ ودليل آخر على وجود الكروموسومات بحالة صحيحة أثناء الدور البيني هو امكان استخلاص كروموسومات كاملة من خلايا حيوانية متنوعة خلال الدور البيني ويعتقد آخرون أن الكروموسومات في الخلايا السليمة الكاملة تكون في هذا الدور « غير قابلة للتثبيت » ، وذلك باحتمال استثناء بوادى الكروموسومات ، كما يعتقدون أن المعالم التركيبية التي ترى أثناء الدور البيني ما هي الإمظاهر مصطنعة غير حقيقية نتيجة للتثبيت • غير أنه قد أمكن بيان أنه بضيبط تركيز مناسب للملح في بيئة تحتوى خلايا النطاط ، فان كروموسومات السدور البيني - تظهر في وضوح في الخلية الحيسة (ريس وميرسسكي ١٩٤٩) • وحيث أن العملية قابلة للارتداد فهناك بعض من الشك في أن عدم ظهور التركيب البنائي للنواة أثناء الدور البيني لا يمكن اعتباره برهانا على فقد الكروموسومات لكيانها ٠

الدور التمهيدي (بروفيز)

يعتبر بده الدور التمهيدى فى اللحظة التى تبدأ فيها الكروموسومات فى الظهور وتصبح مميزة مرئية ويسبق ذلك ازدياد فى حجم النسواة نتيجة لامتصاصها للماء ومع تقدم الدور التمهيدى تزداد قابلية الكروموسومات للاصطباغ ومن المعتقد أن التحسن فى امكان رؤية الكروموسومات ناشىء من فقدانها المستمر للماء عيث يظهر أن الكروموسومات فى الدور الاستوائى تحتوى على مقدار من الماء أقل بكثير مما تحتويه الكروموسومات فى نواة الدور البينى غير أنه مما يتساوى فى الأحمية مع هذا ، الحقيقة الواقعة بأن الكروموسومات تقصر وتزداد فى القطر ويكسب هذا الانكساش الكروموسومات سطحا أكثر اندماجا وقابلية لاتحاد الأصباغ الكروماتينية به ويتضح ازدياد كثافة الكروموسومات فى هذا الدور فى الحالة الحية من ازدياد وضوحها ورؤيتها عند فحصها بمجهر التباين الطورى و



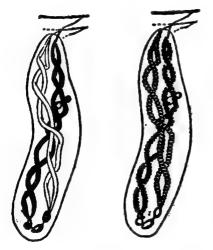
شسكل ٣ ـ ٢ : الانقسام الميتوزى • (المجموعة أ) فى الأطراف الجندية للفيشيافابا • (المجموعة ب) فى الأطراف الجندى مبكر الى وسطى • (المجموعة ب) فى الاسلام الله وسطى • (المجموعة ب) فى الاسلام الله وسطى • () دور استوائى من الجانب ، () دور انفسالى مبكر ، () دور انفسالى متأخر ، () دور انفسالى متأخر ، () دور استوائى من الجانب مبينا الشماعات النجية والمغزل ، () دور انفسالى مبكر • خلايا الفيشيا مصبوغة بالفولجين و لا يظهر بها غير الكروموسومات • ويظهر بوضوح فى (2) و (ه) الاختناق الثانوى (منطقة المنظم النوبي) في الكروموسومات الطويلة •

وتكون الكروموسومات من بدء الدور التمهيدى مزدوجة طوليا ,ويسمى كل نصف منها بالكروماتيدة • وتنضم كل من الكروماتيدتين على الأخرى على مدى طولهما • وفي نفس الوقت تلتف الواحدة على الأخرى كما تلتف الفتلات في غزل الصوف , ويعرف التفاف أزواج الكروماتيدات هذا بالالتفاف النسبى (شكل ٣ _ ٣) •

وهناك من الأدلة ما يشير الى أن الكروموسوم قد ينقسم الى أقسام اكثر من ذلك أى الى أنصاف الكروماتيدات ويظهر الكروموسوم ازدواجه الطولى , فى التحضيرات الجيدة , منذ الدور الانفصالى السابق كما يبدو فى الدور التمهيدى أن الكروموسوم رباعى التكوين أى يتكون ، على الأقل ، من أربعة خيوط منفصلة أو كرومونيمات (المفرد كرومونيما) • ومن العسير رؤية هذه التفاصيل فى أكثر الكائنات فيما عدا بعض الأنواع مثل الحيوانات الأولية (بروتوزوا) • كما أن مناك أدلة أخرى ، غير المبنية على المشاهدات ومعظمها مستمد من دراسات أشعة X أو من الأشعة فوق البنفسجية ، تدل على أنه يمكن عن طريق هذه الاشعاعات استحداث انفصامات بأنصاف الكروماتيدات (سوانسون ١٩٥٧) • كرأوز ١٩٥٤) • ساكس وكنج ١٩٥٥) • وبصرفالنظر عن التفسيرات المتعلقة بحالة تعدد الخيوط فى الكروموسوم فان هناك حقيقة واحدة هامة قد توطئت نهائيا وهى أن الكروماتيدة هى الروموسوم عند الانقسام •

ومع تقدم الدور التمهيدى فان الكروموسومات تزداد في القصـــــر

والسمك ودرجة الوضوح و وهناك بعض الشك فى حقيقة حدوث أو علم حدوث انكماش حقيقى للخيوط الكروموسومية (الكرومونيمات) مما يختزل الطول الكلى لها وسواء صح هذا أو لم يصع فانه يمكن عزو الجزء يتكون بكل كروماتيدة حلزونا (شكل يتكون بكل كروماتيدة حلزونا (شكل المظهر على طول الكروموسومات ثم لاتلبث أن تأخذ , فى النهاية , مظهرا أملس منتظما شبيها بالحلقات اللولبية فى الزنبرك السلكى للباب ويختلف عدد هذه الحلقات أو اللغات اختلافا



شكل ٣ ـ ٣ : الالتفافات النسسبية للكروماتيدات (مع بيان وعدم بيان الحازنة المظمى فى البروتوزوا هولوما ستيجوتويديس تيوزيتالا) •

بينا حيث ان ذلك يتوقف على طول الكروموسوم وقطر الحلقات الفردية ومع تقدم الدور التمهيدى من المرحلة المبكرة الى المتأخرة يأخذ عدد الحلقات فى النقص ويأخذ قطرها فى الزيادة ، وبذلك يدخل الكروموسوم فى عملية خفض للحلزنة ، ويعرف الوقت الذى تظهر فيه الحلزنة الابتدائية بفترة الحلزنة ، وهى الفترة التى تظهر فيها لأول مرة حلقات من أصغر قطر ،

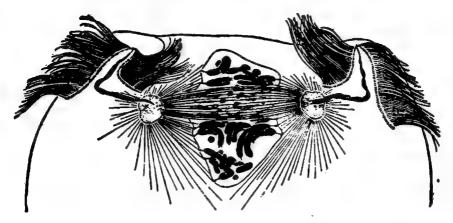
وتلتف الكروموسومات في هيئة خيطية , وعلى ما يبدو , بطريق عسوائية في جميع أرجاء النواة أنناء الدور التمهيدي ولا تلامس الكروموسومات عادة بعضها بعضا ,ويبدو أن هناك ميلا لأن تحتفظ بمسافة صغرى للانفصال لا تقل عنها ، مما قد يعزى الى وجود حالة عامه من التنافر بين الكروموسومات وفي الخلايا الحيوانية نجد أن للكروموسومات المنكمشة ميلا للرحيل نحو الفشاء النووى حيث تبقى الى حين تفكك الفشاء وليست هذه الظاهرة من الحصائص المعروفة في كروموسومات الخلايا النباتية التي يبدو أنها تبقى موزعة بطريقة متجانسة في جميع أرجاء النواة الى الدور الاستوائي غير أن هذا التجانس قد يكون مضللا ، حيث اعتبر فاندرلين (١٩٤٨) ، نتيجة لدراسته المفصلة للانقسام الميتوزى في أطراف جذور البصل ، أن الكروموسومات تلازم عادة الغشاء النووى ، وتهيىء السنتروميرات ومقاطع الهتروكروماتين النقط الرئيسية للملامسة ،

وهناك عدة ظواهر اخرى للدور التمهيدى تصاحب انكماش الكروموسومات فاذا وجدت نوية أو أكثر نجد أنها تتناقص فى الحجم حتى تختفى عادة قبيل بدء الدور الاستواثى • وفى بعض الكائنات تبقى النويات طوال فترة الانقسام الميتوزى وتنقسم فى الدور الانفصالى الى نصفين متساويين نوعا ما أو تمردون انقسام الى أحد القطبين •

وفى الخلايا الحيوانية يدخل السنتروسوم فى سسلسلة من التغيرات تمهيدا للقيام بوظيفته فى الانقسام الخلوى • فنجده فى باكورة إلدورالتمهيدى ملاصقا للغشاء النووى ، ونرى فى داخل السنتروسوم السنتريول ، اذا وجد ، كحبيبة داكنة الاصطباغ منقسمة • ثم ينقسم السنتروسوم الى نصفين يحوى كل منهما سنتريولا مفردا • يرحل كل من هذين النصفين فى اتجاهين متضادين حول الغشاء النووى • ويقف تحركهما عندما تبلغ الزاوية بينهما منصادين • ويحدد المكان النهائى للسنتريولين موضع قطبى المغزل •

الدور الاستوائي (ميتافيز)

وينتهى عادة الدور التمهيدى باختفاء الغشاء النووى , الا أنه قد تجرى الدورة الكاملة للانقسام الميتوزى فى بعض البروتوزوا كظاهرة داخل النواة وتتم دون تفكك الغشاء النووى (شكل ٣ ــ ٤) • وفى الأنواعالراقية لا يلبث أن يظهر المغزل بسرعة ويبدأ الدور الاستوائى •

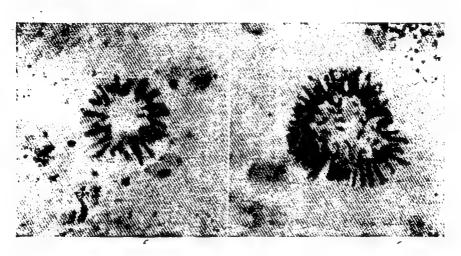


شكل ٣ ـ ٤ : الانقسام الميتوزى فى البروتوزوا بادبيولانيمفا • الاشماعات النجييسة المنبعثة من سنتريولات طويلة تندمج وتكون مفزلا وسطيا والأشمة الأخرى المشابهة تصبح أليافا كروموسومية خارج النواة تتصل بالألياف الكروموسومية داخل النواة عند الفشاء النووى •

ويقوم المغزل ، الذي قد يختلف كثيرا من حيث التركيب أو المنشأ ، بجلب الكروموسومات الى الصفيحة الميتأفيزية أو الاستوائية كخطوة أولى نحو انفصال الكروماتيدات الشقيقة ، وقد قسم دارلنجتون (١٩٣٧) هذه التحركات الى ثلاثة مكونات هي : تجمع الكروموسومات من أوضاعها المتفرقة المتباعدة داخل النواة الى وضع متوازن بين القطبين ، ثم توجيهها ، ثم توزيعها على الصفيحة ، ويبدو أن الحركة الأولى هي نتيجة تفاعل بين قطبي المغزل (أو السنتريولين) ومنطقة الاختناق في الكروموسوم والتي يمكن رؤيتها بوضوح في بعض كروموسومات الدور الاستوائي ، ويأتي هذا التفاعل بالكروموسومات الى موضع متوازن وسطى بين القطبين ، وقد اختلفت التسمية لمنطقة الاختناق الأولى في الكروموسومات ولكن الاصطلاحين السنترومير (الحبيبة المركزية) والمركز الحركي هما أعمها انتشارا (سنستعمل هنا الاصطلاح د سنترومير » حيث انه أوسعها استعمالا) ، ويكون توجيه الكروموسومات على الصفيحة الاسسستوائية بحيث تترتب

السنتروميرات فى المحور الطولى للمغزل بينما تبرز آذرع الكروماتيدات فى كلا الاتجامين • وعلى هذا فأن السنترومير هو الجزء الوحيد الذى يدعو الحال الى اتصاله بالمغزل •

وقد تتوزع الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية بطريقة عشوائية تماما أو قد تنتظم في ترتيب خاص (شكل ٣ ــ ٥) • ففي أكثرالانقسامات الميتوزية في النبات تكون الكروموسومات متفرقة بطريقة عشوائية واضحة غير أن كلا منها يحتفظ بمسافة بينه وبين الآخرين ، كما لو أن هناك تنافرا من نوع ما يمنعها من التراكب • ومناحية اخرى فأن المغزل في بعض الحلايا الحيوانية ، كالخلايا في الذيل المتجدد في السلامندر ، يكون أجوف أومركزيا فتتصل السنتروميرات بالحافة الخارجية للمغزل وتمتد أذرع الكروموسومات الى خارجه في السيتوبلازم تاركة وسط المغزل خاليا •



شكل ٣ _ ٥ : خليتان ، ثنائية المجموعة (الى اليسار) ورباعية المجموعة (الى اليمني) • في الدور الاستوائى في الاكزولوتل مبينا شكل المغزل الأجوف • الكروموسومات في الحلية الرباعية المجموعة عديدة جدا بحيث لم تتسع لها حواف المغزل فاضطرت الى الاصطفاف هاخله •

ويتحدد توزيع الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية طبقاً للحالة التى ينشأ بها المغزل • ويكون السنتريوليان اثناءانتقالهما الى مكانيهما ، وقبل اختفاء الغشاء النووى , شعاعات نجمية في السيتوبلازم • وعند الوقت الذي يتفكك فيه الغشاء النووى , تتداخل الشعاعات النجمية وتلتحم لتكون قلبا مركزيا من الياف متصلة (انظر بعده) لا تخترقه الكروموسومات •

ولا يعرف ما اذا كان الجزء الخارجي من المغزل يرجع من حيث نشأته الى أصل نووى أو سيتوبلازمي ، ولكن المعروف أن الكروموسومات تتصل بهذا الجزء من المغزل • وفي الحالات التي تترتب فيها الكروموسومات عشوائيا على الصفيحة الاستوائية ، فان المغزل يتكون أثناء تجمع الكروموسومات ونتيجة لذلك تكون موزعة في جميع المنطقة المركزية من المغزل •

ولا يوافق دارلنجتون (۱۹۳۷) على هذا التفسير فهو يرى نتيجة لدراساته للانقسامات الميتوزية الشاذة في نبات الفريتيلاريا نوعا من العائلة الزنبقية ، حيث يشاهد جميع الدرجات في توزيع الكروموسومات على المغزل ، أن توزيع الكروموسومات يحدده درجة التنافر بين القطبين والسنتروميرات ، فالتنافر الضعيف ينتج عنه التوزيع العشوائي أما التنافر القطبي القوى فانه فالتنافر الكروموسومات الى حافة المغزل ، وللاسف انه لا يمكن بالطهرق والوسائل المتبعة حاليا تقديم تأييد تجريبي لهذا الفرض ،

ويتكون الكروموسوم ، في الدور الاستوائي ، من كروماتيسسدتين متضامني الحلزنة مرسلتين جنبا الى جنب ومتصلتين بالمغيزل عن طريق السنترومير ، الذي يكون موقعه ثابتا في كل كروموسسوم ، وإذا كانت الكروماتيدتان طويلتين فإن كلا منهما قد تلتف بالأخرى التفافا نسبيا ، وقد يشغل السنترومير في الكروموسوم موضعا وسطا أو قرب الوسط أوقرب الطرف (طريفي) فتظهر الكروموسومات عند المدور الانفصالي على حيثة حرف لا أو حرف ل أو شكل عصوى يقود كل منها السنترومير في رحلتها إلى القطب ، وفي المدور الاستوائي لا يكون السنترومير منقسما أو إذا كان منقسما ، فإن شطريه يكونان داخل حويصلة واحدة تسلك كجسم واحد ،

وتتشعع الياف المغيزل الكروموسومية من القطبين الى السنتروميرات بينما تمثد الألياف المستمرة من أحد القطبين الى الآخر • وتنشأ الأخيرة من تلاقى وتداخل الشعاعات النجمية وهى من أصل سيتوبلازمى • ويظهر هذا بوضوح فى بعض البروتوزوا المعينة (شكل ٣ ــ ٦) • غير أن هذا يكون صحيحا فقط فى الخلايا الحيوانية حيث ان الشعاعات النجمية ليست من خصائص الخلايا النباتية •

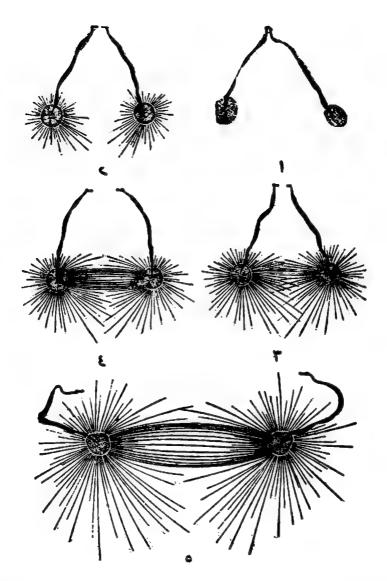
وقد أمكن على أساس نوع ونشأة عناصر المغزل ، تمييز طرازين من

الانقسام الميتوزى (انظر شريدر ١٩٩٣) • فالمفروض أن الانقسام الميتوزى المباشر هو الذى يكون فيه الاتصال بين السنترومير والقطب عن طريق الياف المغزل الكروموسومية • كما أن الانقسام الميتوزى غير المباشر لا يحدث الا في حالة وجود الألياف المستمرة فقط • ويقتصر وجود الألياف المستمرة على المغازل المستمدة من المواد السيتوبلازمية , قبل تفكك الغشاء النووى • والى هذه الألياف تتصل السنتروميرات عند حافة المغزل (شكل ٣ - ٧) • ويبدو أن الألياف الكروموسومية للمغزل ، التى قد تكون من أصل نووى أو من أصل سيتوبلازمى كذلك , هى نتيجة تفاعل بين السنترومير والقطب حيث أن هذه الألياف لا تتصل بمواضع أخرى • غير أن كثيرا من السيتولوجيين يعتقدون أن جميع الانقسامات الميتوزية من النوع المباشر ، وأن ألياف المغزل الكروموسومية تصل دائما السنتروميرات بالقطبين •

ولا توجد فقط الياف داخل المغزل ولكن تمتد شعاعات لنجية كثيرة القطبين الى داخل السيتوبلازم ، هذه هى الشعاعات النجمية التي تكون في مجموعها الكوكبين ويبدو أن هذين ينشاآن من تفاعل بين بروتينسات السيتوبلازم والسنتروسوم ولقد قدم بوليستر (١٩٤١) الاقتراح بأن هذه الخيوط ليست بألياف بل هى فى الواقع خطوط مسارات انسيابية تظهر بوضوح بسبب توجيه الحبيبات عند حوافها وغير أنه من المحتمل أيضا أن يكون توجيه البروتينات التى تتكون منها الشعاعات فى اتجاهات مركزية من يكون توجيه البروتينات التى تتكون منها السعاعات فى اتجاهات مركزية من السنتروسوم ويبدو السيتوبلازم أكثر سيولة فى هذه المناطق ولكن المقيقة أنه من المكن فصل المضرل دون فقد محسوس من شكله (مازيا ودان ١٩٥٢) يجعل اقتراح بوليستر السابق غير ذى موضوع و

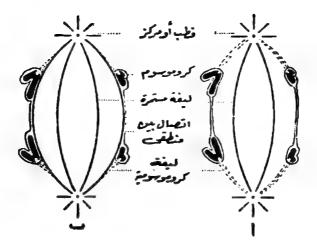
الدور الانفصالي (انافيز)

ينتقل الدور الاستوائى الى الدور الانفصالى بمجرد أن يصسبح السنترومير مزدوجا وظيفيا وتأخذ الكروماتيدات فى التحرك نحو القطبين وتبدأ هذه الحركة _ وهى حركة مركبة ، قد تختلف من كائن الى آخر _ فى فصل الكروماتيدات عند السنترومير التى تجر ورامها ذراعى الكروماتيدة التى لا تملك التحرك دونها , حيث انه اذا تصادف وجود كروموسوم خالمن السنترومير على المغزل قاما أن تتبع حركته سيل التيارات على طول المغزل واما أن يغشل فى ابداء أية حركة ويبقى كجسم خامل بالقرب من الصفيحة



شكل ٣ ـ ٦ : مراحل في تكوين المغزل كما تتم في البروتوزوا باربيولا نيمفا ٠ الزوائد السبيهة بالشريط هي السنترويولات ألرفيعة التي تختلف في الطول من ١٥ ـ ٣٠ ميكرونا ٠ السنتروموسومات هي الأجزاء الكرية عند النهايات الطرفية لسنتريولات والتي تمر خلالها الشماعات النجية ٠

الاستوائية · ويؤكد هذا السلوك بوضوح تام الدور الذي يقوم به السنترومير كعضو خاص بالحركة ·



شكل ٣ ـ ٧ : طرازان للمغزل كما يرى في الدور الانفصالي • (١) الطراق المهاجم و محت تصل الباف المغزل الكروموسومات بالاقطاب مباشرة • (ب) الطراز غير المباشر و حيث المستمرة

أما حركة الكروماتيدات التى تلى ذلك ، والتى يمكن الآن أن نعتبرها كروموسومات شقيقة ، فتساعدها فى بعض الكائنات استطالة المغزل الله وفى النهاية تنجع الحركتان فى نقل الكروموسومات الى منطقتى القطبين حيث تقف حركتها ، ونتيجة لهذا الدور نجد أن الكروموسومات قد انفصلت طوليا لتعطى مجموعتين متماثلتين من حيث التركيب الوراثى المحدومات في التركيب الوراثى الموراثي الموراثين ال

الدود النهائي (تيلوفيز)

يتألف الدور النهائى من الفترة التى تستعيد فيها الكروموسومات تجمعها الى جسم نووى داخل غشاء وقد تكون هذه الاستعادة للتنظيم بسيطة فى الأنسجة التى تنقسم خلاياها بسرعة وحيث ان كل انقسام ميتوزى يتبعه آخر بعد فترة وجيزة أو دون تأخير أما اذا مضى وقت طويل بين انقسامين فان الكروموسومات تخفف من حلزنتها وتفقد قدرتها على الاصطباغ وأخيرا تأخذ مظهر نواة الدور البينى و وتظهر ثانية النويات وبوادى الكروموسومات ، اذا كانت أصلا موجودة طبيعيا و

انقسام السيتوبلازم

وتجرى عملية انقسام السيتوبلازم في نفس الوقت الذي تسيير فيه عمليات اعادة التنظيم، أو في الواقع في المراحل الأخيرة للدور الانفصالي وحيث ان هذه العملية تختلف الى قدر كبير في خلايا النبات عنها في خلايا الحيوان فالأمر يستدعى معالجة كل منها على حدة • على أنه يجب ذكر أنه في بعض الكائنات ـ مثل الطحالب والفطر ذات الخلايا المتعددة النويات ـ لا يعقب انقسام النواة انقسام السيتوبلازم مما يترتب عليه أن يكونالثالوس عديد النويات • فالعمليتان اذا ، انقسام النواة وانقسام السيتوبلازم ، عمليتان منفصلتان ومميزتان وذلك بالرغم من وجود تنسيق وترابط بينهما في معظم أنواع الخلايا على وجه عام • ولقد أمكن بيان أن انقسام السيتوبلازم في بيضات قنفذ البحر يمكن أن يتم دون وجود النواة • فقد أمكن تحفيز في بيضات قنفذ البحر يمكن أن يتم دون وجود النواة • فقد أمكن تحفيز حتى تكونت كتلة بلغت حوالي خمسمائة خلية (هارفي ١٩٣٦) • وعلى ذلك حتى تكونت كتلة بلغت حوالي خمسمائة خلية (هارفي ١٩٣٦) • وعلى ذلك أثناء التطور وأن القيمة الانتخابية لارتباط توفيقهما كانت كبيرة بلاجة أثناء التطور وأن القيمة الانتخابية لارتباط توفيقهما كانت كبيرة بلاجة أثناء التطور وأن القيمة الانتخابية لارتباط توفيقهما كانت كبيرة بلاجة

ففى الانسجة النباتية ، كالقمة النامية للجذر مثلا ، يتم انقسسام السيتوبلازم عن طريق تكوين الصفيحة الخلوية • فغى الوقت الذى يعاد فيه تنظيم نواتى الدور النهائى ، تتسع المنطقة الاستوائية للمغزل لتكون الحجاب الخلوى الفاصل (الفراجموبلاست) (شكل ٣ – ٨) • واذافحص هذا الجسم من جهة القطب فانه يبدو أجوف حلقى الشكل • أما من الجهة الجانبية فانه يبدو كمجلة أو كبرميل ويزداد قطره مع تقدم عملية انقسام السيتوبلازم حتى يصل الى الجدر الجانبية للخلية حيث يختفى • وقبيل اختفائه يتكون خط رفيع من القطيرات أو الحبيبات (من الجهة الجانبيسة الفاصل ، تتسع مساحته مع اتساع الحجاب الفاصل ، وفى النهاية يقطع الخلية الى جزأين • وهذا الفشاء هو الصفيحة الخلوية • والظاهر أنهامشتقة الصلا من المغزل ثم بعد ذلك من السيتوبلازم ، وهى التى تصبح الرقيقة الوسطى بعد تخللها بالبكتين وتكون كل من الخليتين الشقيقتين غشساء بلازميا حول كل من الخليتين المحصورتين بالجدار الجديد ويتزايد مسحك

الجدار الابتدائى عن طريق ترسيب مواد يفرزها السيتوبلازم • وفى الخلايا الطويلة للكامبيوم الجانبى فى النباتات الراقية , حيث يكون مستوىالانقسام مع المحور الطولى للخلية ، فإن الحجاب الفاصل يستمر وينمو لفترة طويلة بعد اتمام اعادة تنظيم نواتى الدور النهائى •

أما الانقسام السيتوبلازمى فى الحيوانات فيسير وفق عملية آخرى هى الاختناق فبينما تتكون الصفيحة الخلوية فى منطقة المغزل وتتسع للخارج، فان عملية الاختناق تبدأ كحز فى الغشاء الخارجى عند موضع الصفيحة الاستوائية ويتقدم هذا الحز للداخل حتى يفصل الخلية الى نصفين شقيقين، وقد تكون الخليتان الشقيقتان متساويتين فى الحجم، كما هو صحيح بوجه عام فى انقسام الخلية فى النبات، أو قد تكونان غير متساويتين تماما، كما فى انقسام خلايا النيوروبلاست فى جنين النطاط وكما أن العملية قد تتباين تماما وفقا لما اذا كانت الخلية المنقسمة منفصلة عن باقى الخلايا أو بقيت متصلة بالخلايا المجاورة وهكذا أمكن جراى (١٩٣١) أن يميز بين الانقسام الاختناقى الانفصال والشعاعى و

ويحدث الانقسام الاختناقى الانفصالى فى الخلايا الحرة كخلايا الدم البيضاء أو خلايا مزارع الانسجة • فلا يطرأ تغير محسوس فى شكل الخلية حتى الدور الانفصالى وهنا تبدأ الخلية فى الاستطالة مع محور الانقسام الميتوزى وتنشط عملية رغزنة فى السيتوبلازم فى المنطقتين القطبيتين • وتستمر هذه العملية التى تتكون من تكردبروز وسحبفقاعات بروتوبلازمية لمدة ثلاث أو أربع دقائق يشتد أثناءها اختناق الخلية • ثم تبدأ الخليتان الشقيقتان فى الابتعاد كل منهما عن الأخرى تاركتين فيما بينهما خيوطا سيتوبلازمية دقيقة شفاعه • وبالرغم من أن عملية الرغونة من مميزات هذه الخلايا تماما ، فان مغزاها ليس مفهوما ،الا أنه من المعتقد أنها تتصمل بتغيرات كيميائية تؤثر فى مرونة (رجوعية) الغشاء البلازمى •

أما الانقسام الاختناقى الشعاعى فهو من خصائص بيضات اللافقاريات البحرية حيث تنقسم الخلية الكروية لتعطى بلاستوميرتين متساويتين ولهذه البيضات طبقة قشرية ، السيتوبلازم الشغاف (الهيالوبلازم) ، تحيط بها عند الحواف ، وهناك دليل قوى على أن انسياب السيتوبلازم الشسفاف (الهيالوبلازم) الى منطقة الاختناق في الوقت الذى تستطيل فيه الخلية



شكل ٣ ـ ٨ : نشاة الصغيحة الخلوية وظهـور وسلوك الحجاب الخلـوى الفاصل (الغراجبو بلاست) • (أ ـ ح) مراحل متتالية في خلايا الأطراف الجنرية في البصل (آليـوم) • (د) الصفيحة الخلوية في خلية في طرف جذرى في الترجس (نارسيس) حيث تبدو كانها قد تكونت من التحام سلسلة من الفقاعات • (ح ، و) منظر جانبي ومنظر سطحي للحجاب الحلوي الفاصل المتكون •

بمغزى هذه العملية • واذا حكمنا بما يطرأ على الكوكبين من تغيرات فى الحجم والشكل فان لهما أيضا دخلا فى هذه الظاهرة ، الا أن التفسيرات التى يمكن ابداؤها هنا أيضا معترف صراحة بأنها تخيلية • والغمر فى الماء الخال من الكالسيوم أو الماء المحتوى على الأثير يؤثر ، على التوالى ، عسلى السيتوبلازم الشفاف والكوكبين فيغير من سلوكهما الى الدرجة التى تتسبب فى تعديل الانقسام الخلوى أو منعه •

التتابع الزمني للانقسام الميتوزي

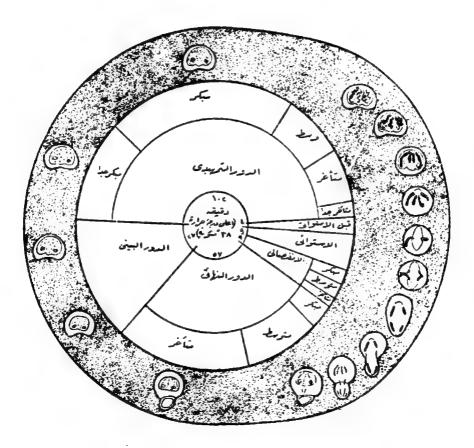
تختلف السرعة التي تتم بها الدورة الميتوزية اختلافا بينا ، حيث تتوقف المدة على الكاثن والنسيج ودرجة الحرارة والعوامل البيئية الأخرى ٠

وتتم دورة الانقسام في خلايا النيوروبلاست في جنين النطاط في حوالي ثماني ساعات عند درجة ٣٦٩ مثوية (كارلسون ١٩٤١ ، ١٩٥٤) ويبيئا الشكل (٣ ـ ٩) الزمن النسبي الذي تستفرقه الأدوار المختلفة عند درجة ٣٨٥ مثوية حيث تختزل الملة الى ثلاث ساعات ونصف الساعة وربعا ينطبيق هذا التتابع للزمن النسبي جيدا على طرز كثيرة من انقسام الخلية ، الا أن الزمن الواقعي الذي تستفرقه العملية جميعها يختلف من كائن الى آخر و ففي البكتيريا مثلا يتم الانقسام في مزرعة في المرحلة اللوغاريتمية للنمو كل ٢٠ دقيقة وفي خلايا الشعرة السدائية لنبات الترادسكانتيا يتم الانقسام ، تبعا لبيلر في ٣٤٠ دقيقة و ١٣٥ دقيقة عند درجة ٥٤٥ مثوية و ٣٠ دقيقة عند درجة ٥٤٥ مثوية و ٣٠ دقيقة عند درجة ٥٤٥ مثوية في نفس النوع من النبات ويأخذ الانقسام في البوغ الضفير للترادسكانتيا ٣٠ ساعة تقريبا عند درجة ٣٠٥ مثوية و وتنقسم الخلايا الحيوانية في مزارع الأنسجة في ملة تختلف من ١٦ الى ٤٠ دقيقة عند درجة ٣٠٥ مثوية مع مرور مدة تتراوح من ١٠ الى ١٢ ساعة بين كل انقسامين متتابعين (فيشر ١٩٤٦) وانقسامين متتابعين (فيشر ١٩٤١) وانقسامين متتابعين (فيشر ١٩٤٦) وانقد المهلية وانقد المهلية وانتيان (فيشر ١٩٤٦) وانتحالية و

وتكمن الصعوبة الكبرى لتحديد الاوقات التي يستغرقها الانقسام الميتوزى ، في عجز الفاحص عن ادراك بدء العملية بدقة ، ولكن بصغة عامة يمكن تقرير أن الدورين الاستوائي والانفصالي هما أقصر المراحل ثم يليهما الدور النهائي بينما يكون الدور التمهيدي أطولها نسبيا ٠

معنى الانقسام الميتوزي

ان انقسام الكروموسوم انقساما طوليا متساويا تماما (أو تكاثره) الى كروماتيدتين وتوزيعهما الدقيق الى الخليتين الشقيقتين يضمن حصول هاتين الخليتين ، كما ونوعا ، على نفس التركيب الوراثي الذي كان للخلية الأصلية التي نشأنا منها ، ويتحقق بذلك التوارث السبطى سواء آكان من خلية الى خلية أم من كائن الى كائن ، وبهذه الوسيلة يمكن الاحتفاظ بثبات الأنواع ، وهي ظاهرة تدعو الى الاعجاب حقا عندما نأخذ في الاعتبار الأعداد الهائلة من الانقسامات الخلوية التي حدثت خيلال استمرار دوام الأنواع الموجودة حاليا منذ وقت نشأتها ،

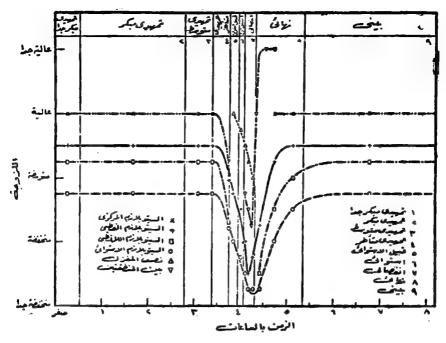


حمكل ٣ ــ ٩ : الدورة الزمنية للانقسام الميتوزى في خلايا النيوروبلاست في النطساط كورتوفاجا فيريدى فاشياتا على درجة حرارة ٣٨ مثوية ٠

على أنه يمكن حدوث بعض الشذوذ • فقد يفشل انقسام السيتوبلازم أو النواة , أو تحدث انفصامات تلقائية في الكروموسومات ، أو توزيع غير متكافئ للكروماتيدات الشقيقة , في أي نسيج أو مجموعة من الخلايا , ولكن هذه جميعا ، بصفة عامة ، أحداث نادرة الوقوع • واذا حدثت في الخلايا التوالدية فقد تنشأ عنها تغيرات ذات قيمة تطورية كامنة • وليس هناك مجال للشك في أن مثل هذه التغيرات العشوائية تتكاثر وتبقى أحيانا وتؤدى الى تباين داخل النوع الواحد •

وفى الوقت الحاضر نشعر بأننا فى مسيس الحاجة الى الاجابة عن السؤال : لماذا تنقسم الخلايا ؟ حيث ان الجواب سيهيى ، فهما أكثروضوحا لسبب أو أسباب النمو الخبيث الذى يتميز بصغة عامة بأن الخلايا المكونة له تنقسم بمعدل سريع غير طبيعى ، ولم يقترح للآن حل واضح للنظام الذى يرتكز عليه الانقسام الخلوى وذلك بالرغم من عزل مادة الكينتين التى تنشط الانقسام الخلوى اذا وجنت بكيات ضئيلة جدا ، والواقع ، أن فهمنسا لفسيولوجية الخلية أثناء الانقسام ضعيف

وقد بين هلبرون وويلسون (١٩٤٨) أن لزوجة الخلية تتغير مع تغير أدوار الانقسام فتصل الى أدناها فى الدور الاستوائى والى اعلاها قبيل تكوين المغزل ولذا يبدو المغزل كجزء مجفف من الخلية ، ولربها أمكن مقارنته بالأجسام المغزلية الشكل أو اللويمسات التى تنتج من تهلم بعض أنواع البروتينات وينطبق هذا الطابع من اللزوجة على أجزاء مختلفة من الخلية ولكن الى درجات مختلفة (شكل ٣ ـ ١٠) ولا يكاد يوجد شك فى حدوث تغيرات فى اللزوجة أثناء الانقسام الميتوزى وأنها تلعب دورا فى الانقسام الاختناقى وتكوين المغزل وبعض الظواهر الأخرى ولكن لاتزال العلاقات التى تربط ما بينها غير مفهومة تهاما و



شكل ٣ ـ ١٠ : منحنيات تبين النفيرات في اللزوجة في مناطق الخلية المختلفة منالدور التمهيدي المبكر جدا الى العور البيني الذي يليه • قدرت درجة اللزوجة تبعا لسرعة الحركة البراونية •

الانقسام الميوزى

بعد أن وضع من دراسات هرتفيج واشتراسبرجر أن العامل الأساسى في الاخصاب في كل من النبات والحيوان هو اندماج نواتي الجاميطتين الناتجتين من مصدر أبوى ومصدر أمي و وبعد أن وضع من أعمال باحثين آخرين أن نويات أي نوع معين من الكائنات والتي يجبري فيها الانقسام تحوى عددا معينا ثابتا من الكروموسومات و نتج عن ذلك الشعبور بضرورة وجود نظام معوض يعمل على اختزال العدد الكروموسومي لكي يلغي الزيادة التي نتجت من الاتحاد الجاميطي وقد أرسى فأن بندن في ١٨٨٣ ــ ٨٤ أساسا مبنيا على الحقائق لحل المسكلة حين بين أن كلا من الأبوين يمنع النسل عددا متساويا من الكروموسومات عند اندماج الاسبرم بالبيضة وبذلك يكون ما يسهم به كل من الأبوين هو مجموعة مفردة أو أحادية من

الكروموسومات لنحصل في الزيجوت على هيئة كروموسومية ثنائية المجموعة يمثل فيها كل كروموسوم مرتين •

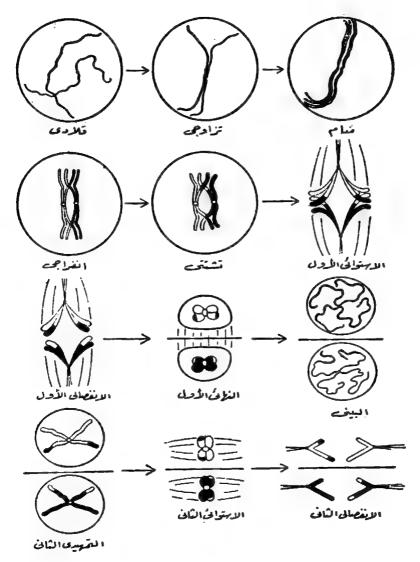
ونتيجة لادراك فايزمان في سنة ١٨٨٧ للمشكلة المعروضة الى جانب ادراكه للأهمية الأساسية لهذه الكشوف السيتولوجية نحوايجاد حل لها , ودون معرفة كاملة للنظام الذي يحقق ذلك , افترض أن اختزال عدد الكروموسومات يجرى في الخلايا التوالدية لكل من النباتات والحيوانات بطريقة تقسيم الهيئة الكروموسومية الثنائية الى مجموعتين أحاديتين دون حدوث انقسام طسولي لكل كروموسوم ولقد تحقق تنبؤة تماما ، حيث تبين أن الانقسام الاختزالي أو الميوزي يوجدان دائما في جميع الكائنات ثنائية الجنس العامل .

فعملية الانقسام الميوزى اذا هى طراز خاص من انقسام الحلية وهى العملية المضادة للاخصاب حيث انها تنصف عدد الكروموسومات , وهى تتكون أساسا من انقسامين نوويين يتلو الواحد منهما الآخر فى التابع سريع ويشمل الانقسام الأول انفصال الكروموسومات الذى تم , خلال الدور التمهيلان تزاوج كل منها مع قرينه , والتى يكون أحد الكروموسومين فى كل زوج منها مستمدا من الأب والآخر مستمدا من الأم ويؤدى هذا الانفصال الى تكوين نواتين أحاديتي المجموعة ويشمل الانقسام الثاني الانفصال الطلوليين لكروماتيدتي كل كروموسوم فى كل من هاتين النواتين الأحاديتين ما ينتج عنه تكوين أربع نويات أحادية المجموعة فاذا صاحب هذا انقسام مناسب للسيتوبلازم مع بعض تحورات لهذه الخلايا تتلو الانقسام فانه مناسب للسيتوبلازم مع بعض تحورات لهذه الخلايا تتلو الانقسام فانه يتكون نتيجة لذلك الأبواغ اللاجنسية أو الجاميطات الجنسية و والعملية يتكون نتيجة لذلك الأبواغ اللاجنسية أو الجاميطات الجنسية و والعملية كلها معقدة التفاصيل وتختلف كثيرا من نوع الى آخر و

وفى معظم الحيوانات ، يجرى الانقسام الميدوزى قبيل الاخصاب مباشرة وينتج عنه تكوين الخلايا الجنسية ، الاسبرمات والبيضات ويعطى اتحاد الاسبرم بالبيضة عند الاخصاب زيجوتا ثنائى المجموعة يكون نتيجة للانقسام الميتوزى جسما ثنائيا للمجموعة ،

غير أن العلاقات الزمنية لتوقيت حدوث كل من الانقسام الميوزى والاخصاب تتباين في النباتات • ففي بعض الطحالب والفطر يجرى الانقسام الميوزى بعد الاخصاب مباشرة • وعند انبات النواتج التي نحصل عليها ، وهي أبواغ لاجنسية ، تنمو الى ثالوس أحادى المجموعة • ويعطى هذا الجسم

وهو الطور الجاميطى , جاميطات عن طريق الانقسام الميتوزى · وفى الزيجوت الناتج من اتحاد الجاميطات يجرى الانقسام الميوزى (الاختزالى) دون أن يحدث به نمو آخر · وهكذا لا يتكون جسم للفرد ثنائى المجموعة ·



شكل ٣ ـ ١١ : تمثيل تخطيطي لأدوار العملية الميوزية في الانقسامين الأول والتاني •

أما النباتات الراقية , وهى هنا تشمل المزازيات والسرخسيات والنباتات البذرية وكذلك بعض الطحالب والفطر ، فان لها دورة حياة مماثلة باستثناء الزيجوت الثنائى المجموعة فانه يجرى به انقسامات ميتوزيةليكونطورا بوغيا ثنائى المجموعة يجرى به الانقسام الميوزى و وبالتالى يكون الطور البوغي أجساما متخصصة , هى الحواصل البوغية , يجرى بها الانقسام الميوزى و وهكذا فان الجسم النباتي الثنائي المجموعة يقع بين الاخصاب والانقسام الميوزى وهو الذي يعطى صور الحياة النباتية المختلفة التي يألفها معظمنا و في أثناء تطور النباتات الراقية أصبح الطور الجاميطي مختزلا من حيث تعقيد تركيبه , وفقد استقلال وجوده , في نفس الوقت الذي زاد فيه حجم الطور البوغي وتفوقه و (الطالب الذي ليس له سابق علم بهذه التفاصيل يجدها في أي كتاب مدرسي في النبات) و

وللتبسيط ، قسم الانقسام الميوزى الى مراحل أو أدوار مختلفة لكل منها خصائص معينة تسمح بتمييز كل منها بسهولة (شكلا ٣ ــ ١١ ، ٣ ــ ١٢) وينقسم الدور التمهيدى (للانقسام الأول) ، وهو الدور الذى يقع به أعمق التحورات ، وهو أكثرها أهمية من الناحية الوراثية ، الى خمس مراحل منفصلة ،

الدور القلادي

لا يختلف هذا الدور كثيرا عن الدور التمهيدى للانقسام المتسوزى السابق وصفه وذلك فيما عدا الخلايا والنويات فى الانسجة الميوزية فانها تكون عموما أكبر حجما منها فى الانسجة الجسمية المحيطة وكذلك الكروموسومات تكون أكثر طولا وأشد رفعا وبخلاف الكروموسومات الكروموسومات تعرف بالمبيبات الصبغية أو الكروموميرات وهى ، فى حدود مقدرتنا على الحكم ، ثابتة فى العدد والحجم والموقع (شكل ٣ ـ ١٣) وبفضلا هذا الثبات أمكن لباحث السيتولوجيا أن يستفيد منها كعلامات استدلالية لتعريف كروموسومات معينة ، وقد قدر بللنج (١٩٣١) أنه يوجد ما بين الزنبق وكان فى ذلك الوقت يعتبر أنها مواقع المينات وآن كل كروموميرة تمثل جينا وجود بيان وجود تمثل جينا وغير أنه ، منذ ذلك الوقت يعتبر أنها مواقع المينات وآن كل كروموميرة تمثل جينا وجود بيان وجود

آكثر من جين واحد في الكروموميرة الواحدة بل أن الجينات أيضا توجد في المناطق المحسورة بين الكروموميرات •

وترتيب الكروموسومات في نواة الدور القلادي ليس دائماً ترتيبا عشوائيا و ففي الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في نبات الزنبق تتجمع الكروموسومات بصورة كثيفة الى جانب واحد تازكة باقي جوانب النسواة خالية و ومعنى هذا الترتيب ، المعروف بالتجمهر ،ليس واضحا بالرغم من أنه قد يكون ذا صلة بظاهرة أخرى أكثر انتظاما وعلى الأخص في الخسلايا الأمية للاسبرمات في كثير من الحيوانات ، حيث تكون الكروموسومات في هذه الخلايا في حالة استقطاب فنجد أطراف الكروموسومات ممتدة معا الى ذلك الجانب من النواة الذي يوجد فيه السنتروسوم وتمتد الأجزاء الباقية من الكروموسومات الى وسط النواة و ولا يمكن أن يكون هذا الاستقطاب ، الذي قد يستمر حتى الدور الضام ، قد نشأ نتيجة لتوجيه في الدور النهائي اللانقسام الميتوزي السابق للانقسام الميوزي حيث ان هذا يؤدي الى توجيه السنتروميرات وليس الى أطراف الكروموسومات ويبدو أن هناك تجاذبا معددا من نوع ما بين أطراف الكروموسومات وبين السنتروسوم مما ينجم عنه حدوث الاستقطاب ، كما يمكن تفسير قلة حدوث الاستقطاب في النباتات عنه حدوث الاستقطاب وعد سنتروسوم محدد .

الدور التزاوجي

يبدأ تزاوج أو تلاصق الكروموسومات في الدور التزاوجي بأن تنضم جنبا الى جنب وتتلاصق تلاصقا وثيقا وحيث أن كلا من الابوين قد أسهم بعجموعة أحادية من الكروموسومات لكل فرد ثنائي المجموعة من النسلل وحيث ان الكروموسومات التي أسهم بها الاسبرم تماثل تلك التي أسهمت بها البيضة , فيما عدا بعض الاستثناءات مثل كروموسومات الجنس , فان جميع الخلايا الثنائية المجموعة تحتوى على أزواج متماثلة أو متناظرة من الكروموسومات على مدى طوله مع الكروموسومات على مدى طوله مع قرينه في طابع مميز للنوع و ولربما أن الاستقطاب يساعد ابتداء تزاوج القرينين و

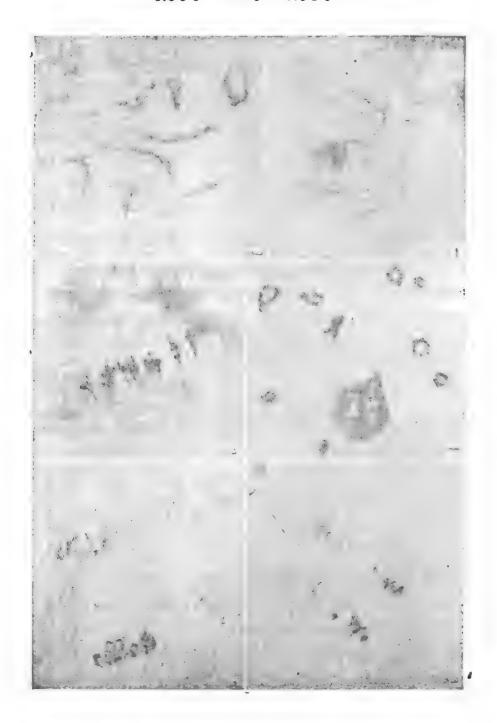
وكما بين دارلنجتون (١٩٣٥) في الفريتيلاريا , قد يبدأ التلاصق

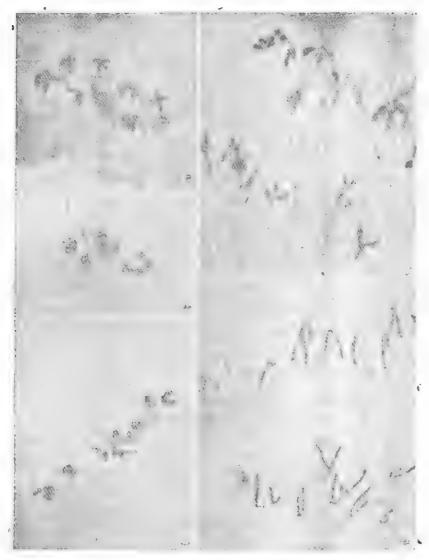
عند أى عدد من المواضع على طول الكروموسوم • فقد يكون التزاوج طرفى البداية فيبدأ عند الأطراف ويمتد على طول الكروموسوم أو قد يكون سنتروميرى البداية فيبدأ عند السنترومير ويمتد نحو الأطراف أو قد يكون وسطى البداية فيبدأ عشوائيا من أى موضع أو فى عدة مناطق فى نفس الوقت • وعلى أى الحالات ، فأنه بمجرد بدء عملية التلاصق تسير فيمنوال يشابه حركة المشبك المنزلق فتضم معا الكروموسومين النظيرين على مدى كامل طولهما • ولا تزال القوة التى تسبب التزاوج مجهولة فى انتظار تفسير فيزيائي لها ، ولكن ليس هناك شك فى حقيقة وجودها •

وقد تبين من دراسة كائنات ثلاثية بهاثلاث مجموعات من الكروموسومات المتناظرة , أنه بالرغم من امكان التزاوج بين جميع الكروموسومات الثلاثة المتناظرة معا ، فانه لم يكن هناك موضع واحد كان التزاوج فيه لأكشسر من كروموسومين في نفس الموضع فلم تتزاوج أبدا الكروموسومات الثلاثة المتناظرة معا في نفس الموضع في تلاصق ثلاثي في الخلايا الميوزية ،

الدور الضام

اذا اعتبر الدور التزاوجي هو فترة لنشاط التزاوج فان الدور الضام يعتبر مرحلة ثبات • فاذا كانت هناك أجزاء من الكروموسومات ما زالت دون تزاوج حتى ابتداء الدور الضام فانها تبقى كذلك • والكروموسومات التي تظهر أكثر سمكا تبدو كأنها موجودة بالعدد الأحادي المجموعة • ولكن يمكن ادراك أن كل خيط ما هو الا كروموسومان متضامان بشدة • ويشدار الى هذه الازواج بالوحدات الكروموسومية الثنائية • ونجد في بعض الأنواع أن الكروموسومين النظيرين المتزاوجين يلتف كل منهما حول الآخر (التفافا نسبيا) ولكن من غير المعروف اذا كان هذا يحدث في جميع الكائنات • وترى النوية بوضوح في هذا الدور ويتصل بها كروموسومات معينة (شدكل النوية بوضوح في هذا الدور ويتصل بها كروموسومات معينة (شدكل هذه المرحلة توفرواحدة من أكثر مراحل الدور التمهيدي الميوزي سيهولة في التمييز •



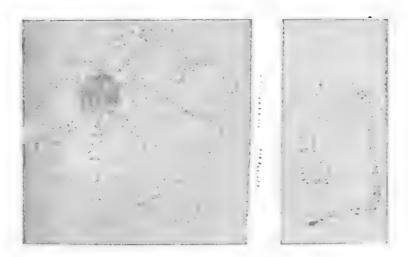


شكل ٣ - ١٢ : السلية المبوزية في الخلايا الأمية للأبواغ الصنيرة في المترة و لم يسفل الدوران ، القلادي والتزاوجي حيث أنهما و في هذا الكائن و من الأدوار التي يصمب محصوبوها جيدا و (أ) الدور الضام حيث تتصل النوية بالكروموسوم السادس عنه المنظم النويي الماكن الاصطباغ ، حيث ترى عقد واضحة على الكروموسوم السابع (أعلى) وعلى الكروموسوم الخامس (أسفل في الوسط) و (ب) المدور الانفراجي حيث تبدأ لمبزاء الكروموسومات النظيرة المتزاوجة في الانفراج بمضبها عن بعض و (ج) المدور التشتيين و (د) المدور الاستوائي الأول (م) المدور الانفصال الانفصال الأول ، وقد تأخر الانفصال في أحد الأزواج و (و) المدور البيني (ز) المدور الانفصال الأول وطرنة الكروموسومات به آكثر تفككا نوعا ما عنها في هد و (ح) المدور التسهيدي المالي المبكر و والأجسام الماكنة الاصطباغ من المادة المفاف (ف) المدور التسهيدي المالي القالي وعا ما وي) المدور الاستوائي المتأخر يتكيم

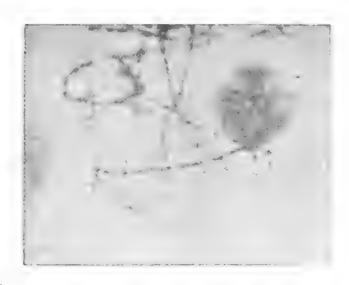
الدور الانفراجي

يبدأ الدور الانفراجي مع ظهور انفراج طولى بين الكروموسسسومات المتزاوجة (شكل ٣ ــ ١٣) * وفي نفس الوقت تظهـر بوضوح الطبيعة الثنائية لكل كروموسوم يتبين أن كل وحدة كروموسومية ثنائية تتألف من أربع كروماتيدات ومع انتهاء العلاقات التزواجية الباكيتينية يبسسدا الكروموسومان النظيران في الابتعاد الواحد منهما عن الآخر ٠ غير أن الابتعاد يكون عادة غير تام حيث أن الكروموسومات المتزاوجة تبقى متصلة في نقطة أو أكثر على مدى طولها (شكل ٣ - ١٥) * وتأخذ الوحدا تالثنائية نتيجة لذلك ، مظهرا صليبيا اذا كان هناك موضع واحد للاتصال ، أو شكل حلقة اذا كان هناك موضعان للاتصال ، أو شبكل سلسلة من الحلقات آذا كان هناك ثلاثة مواضع أو أكثر للاتصال • وكل نقطة من نقط الاتصال هي كيسازما (الجمع كيازمات) ، ويسكن أن نرى في التحضيرات الواضعة للدور الانفراجي أن اثنين من الكروماتيدات ، واحدة من كل كروموسوم ، تعبر كل منهما الأخرى (يتصالبان) • وحيث أن الكروماتيدتين الشقيقتين لكل كروموسوم لا تنفصلان جانبيا الواحدة عن الأخرى , فان الكيازما التي هي نقطة تبادل تحفظ تركيب الوحدة الثنائية • وقد درست طبيعة الكيازما ونظام تكوينها دراسة فعالة ونوقشت . ولكن فيما عدا الاشارة الى أن الكيازمات ، بوجه عام ، هي التعبير السيتولوجي للعبور الوراثي ، وسيرجأ الموضوع الى باب قادم حتى يستوني ما يستحقه من معالجة تفصيلية لتوضيحه •

ويتباين عدد الكيازمات ومواضعها التقريبية , حيث أنها تتوقف على نوع الكائن قيدالبحث وطول الكروموسومات وفي العادة نجد بالكروموسومات الطويلة عددا من الكيازمات آكثر من الموجود بالكروموسومات القصيرة ولكن يظهر أن كل كروموسوم ، حتى القصير منها يسكنه أن يكون ولو كيازما واحدة على الأقل لكل وحدة ثنائية وفي بعض الأنواع ، تميسل الكيازمات الى أن تتكون بنسبة أعلى عند أطراف الكروموسومات ، ولذلك تبدو طرفية الموضع وقد توجد الكيازمات الوسطية في أى موضع على مدى طول أذرع الكروموسومات ، والمعتقد أن الكيازمات الطرفية كانت آصلا وسطية ثم تحركت بعد ذلك الى موضع طرفى ، وقد أطلق على هذه الحركة وسطية ثم تحركت بعد ذلك الى موضع طرفى ، وقد أطلق على هذه الحركة التي تجرى وتستمر حتى الدور الاستوائى اسم عملية الانزلاق الطرفى (شكل التي تجرى وقد تتكون الكيازمات الوسطية في موضع ثابت قرب السنترومير السنترومير السنترومير



شكل ٣ - ١٢ : الدور الضام أو الانفراجي المبكر في الخلايا الأمية للأبواع الصغيرة في التريليوم مبينا العلاقات بن الكروموسومين النظرين والطابع الكروموميري ١٠ الجسم المالي الكبير مو النوية ، وفي الشكل الى اليسار ترى جنعة كيازمات ٠



شكل ٣ - ١٤ : الدور الضام في خلية أمية للأبواغ الصغيرة في الدرة تبين الكروموسوم السادس متصلا بالنوية أن ويدل الرقم ٣ على المنظم النوبي ألداكن الاصطباغ والرقم ١ على الكروموميرة الظرفية والارقام ٢ ، ٤ ، ٥ ، ٦ مناطق أخرى يذكن التعرف عليها به

كما في آليوم فيستيولوسوم ، وكما في بعض أنواع النطاط ، أو أنها قد تتوزع بمحض المصادفة وهو الأعم • وقد وصل العدد في الكروموسومات الطويلة في الفول الى اثنتي عشرة من الكيازمات •



شكل ٣ ـ ١٥ : الدور الانفراجي أو التشتتي المبكر في خلية أمية للاسبرمات في النطاط شيزتوسيركا جريجاريا • يرى الكروموسوم X المفرد كقضيب شديد الاصطباغ •

وفى أثناء الدور الانفراجى تنشط الكروموسومات فى عملية الانكماش وتتضح طبيعتها المحلزنة • وهناك خلاف فى الرأى بين علماء السيتولوجيا فيما يتملق بالوقت الذى تبدأ فيه الحلزنة ، فيعتبر البعض أن الكروموسومات

تأخذ في الحلزنة مبكرة ابتداء من الدور القلادي ولكن لا ترى الحلزنة بوضوح مؤكد الا في الدور الانفراجي و وهناك طرق فنية مختلفة لمعاملات سبقية , يستخدم فيها سيانيدالبوتاسيوم وأبخرة النوشادروالحرارة ,يمكن استعمالها لبيان وجودها بوضوح وينشأ عن تكوين الحلزنة اختزال واضع للطول الكلي للكروموسومات وفي خلال هذا الوقت قد يضمحل حجم النوية كثيرا بالرغم من أنها تستمر محتفظة باتصالها بالكروموسوم أو الكروموسومات المعينة و



شكل ٣ _ ١٦ : كروموسومات ميوزية في كامبانيولا برسيسيفوليا تبين التغيرات في شكل الكروموسومات بين الدور الانفراجي (أ) الى الدور الاستواثي (هـ) مع تقدم الانزلاق المطرفي نحو الاكتمال - وقد أعطى عدد الكيازمات ، الكلي والطرفي في كل نواة لكل دور - النوية مبينة كدائرة فارغة -

وهناك طراز من السلوك في الدور الانفراجي محور قليلا يوجد في الحلايا الأمية للبيض في الضفدعة وبعض السمك والخلايا الأميه للاسبرمات في بعض الحشرات المعينة حيث تصبح الكروموسومات ، مع دخولهافي الدور الانفراجي غير جلية تماما ويصعب مشاهدتها • ومن المعتقد أنها بدلا من

الانكماش عن طريق تكوين أجسام معلزنة فانها تتخلخل وتتفكك وتفقد قدرتها على الاصطباغ الشديد ، وفي معظم الحالات ترتبط هذه الظاهرة بنمو السيتوبلازم ، وأكثر ما تشاهد , بوجه عام ، في البيضات التي تمر في فترة طويلة للتكوين , حتى تختزن مواد احتياطية على هيئة مع ،

الدور التشبتتي

ان الفصل بين الدورين التشتتى والانفراجى ليس دقيقا ، فانه بالرغم من أن الدور التشتتى يتميز بأن الكروموسومات تكون أشد انكماشا ، ورغم اختفاء النوية أو انفصالها من الكروموسومات التى كانت تتصل بها ، ورغم التوزيع المنتظم للوحدات الكروموسومية الثنائية في جميع أنحاء النواة فان الكروموسومات خلال هذا الدور تستمر في الانكماش عن طهريق اشتداد ضم حلقات الحلزنة ، فتتخذ الوحدات الثنائية ، نتيجة لذلك ، شكلا أكثر استدارة ويتصل النظيران كل منهما بالآخر عادة عند نهايتيهما الطرفية ، وهذا الاتصال هو نتيجة انزلاق الكيازمات اثناء انكماش الكروموسومات وفي الحالات التي تكون الكروموسومات فيها صغيرة فان الوحدات الثنائية قد تأخذ شكلا كرويا وتمثل الاتصالات الطرفية بقايا أية كيازمات سابقة أما في حالة الكروموسومات الطويلة التي تحتوى على عدد من الكيازمات ، فان الانزلاق لا يكون كاملا أبدا على هذا النحو و ومكذا قد تأخذ وحسدة فان الانزلاق لا يكون كاملا أبدا على هذا النحو و ومكذا قد تأخذ وحسدة ثنائية معينة أشكالا مختلغة وذلك تبعا لمدد وموضع الكيازمات الموجسودة وتبعا لموقع السنترومير و

اللور الاستوائي

يتميز الدور الاستوائى باختفاء الغشاء النووى تماما وتكوين المغزل ، ويتكون الأخير بنفس الطريقة التى يتكون بها فى الانقسام الميتوزى و وبالمثل ، كما فى الانقسام الميتوزى ، تتجمع الوحدات الثنائية على الصغيحة الاستوائية حيث يتم فيما بعد توجيهها فى الاتجاه المناسب وقد وصف بعض البحاث مرحلة تحضيرية قبيل الاستوائى تشمل الفترة بين انحلال الغشاء النووى والظهور الكامل للمغزل ، وتمثل هذه المرحلة فى بغض الحشرات ، مشل

المانتيدات ، جزءا واضحا من الدورة الميوزية , حيث انه يجرى خلالها عملية امتطاط للكروموسومات تزيد في طولها كثيرا .

وهناك قرق يجب الاشارة اليه بين كروموسومات الانقسام الميتوزى وكروموسومات الانقسام الميوزى وفنى الانقسام الميتوزى نجد أن للكروموسوم في الدور الاستوائي سنتروميرا غير منقسم وظيفيا ينتظم هو وسنتروميرات باقى الكروموسومات وتترتب على الصفيحة الاستوائية وأما في الانقسام الميوزى وأننا نجه بكل وحدة ثنائية سنترومترين غير منقسمين وظيفيا وبدلا من أن يترتبا على الصفيحة الاستوائية فانهما يتوجهان مع المحور الطويل للمغزل وينظم المسافة بينهما موضع أقرب كيازما لهما وفي هذا الوقت وقبيل انفصال كروموسوما الوحدة الثنائية ويظهر وجود تنافر قوى بين السنتروميرين النظيرين وذلك لأنه اذا كانت الكيازمات مجاورة للسنتروميرين بين السنترومير وأقرب كيازمات لها تبدو بوضوح انها تحت ضفط حيث بين السنترومير وأقرب كيازمات لها تبدو بوضوح انها تحت ضفط حيث انها تغير مشدودة لدرجة أن قطر المنطقة يصبح غالبا أقل كثيرا عن قطر الناقى الكروموسوم و

الدور الانفصائي

يتالف الدور الانفصالى من حركة الكروموسومات من الصحفيحة الاستوائية الى القطبين و وخلافا للانقسام الميتوزى الذى تنقسم فيحسب السنتروميرات وتمر الكروماتيدات الى القطبين المتقابلين ، فان السنتروميرين الموجودين بكل وحدة ثنائية فى الانقسام الميوزى لا يكونسان منقسمين ويتحركان فى اتجاه القطبين المتقابلين مما يترتب عليه أن يكون الانفسال بين الكروموسومات وليس بين الكروماتيدات و وبهذا تتكون كل مجموعة انفصالية من مجموعة أحادية من الكروموسومات بدلا من مجموعتين من الكروماتيدات ، وعلى هذا النحو ينتج عن الانقسام الأول للعملية الميوزية اختزال للعمد الكروموسودى ،

وعندما تبدأ الكروموسومات حركتها فى اتجاه القطبين , تفقيد الكيازمات تأثيرها القابض وتفرج عن الكروموسومات التى تنفصل ، والكيازمات هى , فى غالب الأمر , الومىيلة التى تحتفظ باشتباك الكروموسومات النظيرة

فى أزواج مكونة الوحدات الثنائية • ويحدث هذا ، بكل بساطة ، بتباعد كروماتيدتى كل كروموسوم • ومع تحرك الكروموسومات تنفتحالكروماتيدات كل منها بعيدا عن شقيقتها ولا ترتبطان معا الا عند السنترومير غير المنقسم •

السدور النهسائي

ليس من الضرورى دائما أن يكون الدور النهائى والدور البينى من المراحل التى تؤلف دورة كاملة للانقسام الميوزى وفى أغلب الكائنات ، يتكون فى الدور النهائى غشاء نووى ويجرى اعادة تنظيم للكروموسومات مع تفكك تكوينها المحلزن والنطاط والذرة والترادسكانتيا تتبع هذا المنوال مع تأخير يختلف فى مدته يقع بين الانقسام الأول والانقسام الشانى للعملية الميوزية عير أن الكروموسومات فى دور الانفصال فى الانقسام الميوزى الأول ، فى الخلايا الأمية لحبوب اللقاح فى التريليوم ، توجه نفسها عند القطب عقب اختفاء المغزل وتمر مباشرة الى الانقسام الثانى و وتحتفظ الكروموسومات بحلزنتها ، وفى الواقع تستمر الحلزنة حتى الدور البينى الذي ينهى الانقسام الميوزى و

الانقسام الثانى للعملية اليوزية

تتم العملية الميوزية بعد أن تنقسم كل من النواتين الأحاديتين بطريقة هي في أساسها ميتوزية ، وفي الواقع غالبا ما يشار اليها بالانقسام الميوزي الميتوزي ، وينتج عنه أربع نويات أحادية المجموعة • ويتوقف وجود أو عدم وجود دور تمهيدي ميتوزي عادي على وجود أو عدم وجود دور بيني •

وعلى أية حال ، فهناك ثلاثة فروق تخدم في تمييز الانقسام الشاني للعملية الميوزية من الانقسام الميتوزى ، أولها أن الكروموسومات توجه بالعدد الأحادى ، ثانيها أن كروماتيدتى كل كروموسوم تكونان متباعدتين ولا تظهران أية لولبة نسبية ، وثالثها أن كل كروماتيدة قد تكون مختلفة تمناه وراثيا عن تركيبها الذي كانت عليه عندبده العملية الميوزية ، وهذا يتوقف بالطبع على عدد المرات التي اشتركت فيها كل كروماتيدة في تكوين الكيازمات وختيف أن تكون الكيازما بوجه عام ، هو التغير السيتولوجي

للمبور الوراثى فان الجينات الواقعة على طول الكروموسوم قد توجد في: توافيق اليلية مختلفة تماما •

ونظرا لأن اختزال العدد الكروموسومي يقع في الانقسام الميوزي الأول فقد سمى بالانقسام الاختزال تفارقا مع التسميةالانقسامالشطري أو الانقسام الميوزي الثاني الذي يكون ميتوزيا في جوهره والذي يتم فيه انفصلال الكروماتيدات الشقيقة • كما يستعمل أيضا الاصطلاحان الانقسام الميوزي آ والانقسام الميوزي اللدلالة على هذين الانقسامين •

والنتيجة النهائية للعملية الميوزية هي انتاج أربع نويات أو خلايا أحادية المجموعة من الخليسة الأصيلة الثنائية المجموعة ويجرى بهنه الخلايا تحورات تبعا للنظام التناسلي للكائن موضع البحث و

انقسام السيتوبلازم في اخلايا اليوزية

ان تجزئة الخلية الميوزية الأصلية بتكوين جدر أو أغشية قد يتم أو لا يتم • فالعملية تتباين الى درجة كبيرة من نوع لآخر

وفى النباتات الراقية ، عند نهاية الانقسام الأول للعملية الميوزية ، تكون عادة الحلايا الميوزية أو الحلايا الأمية للأبواغ الصغيرة جدارا عرضيا فى مستوى متعامد مع محور الانقسام • وعند نهاية الانقسام الثانى ، تكون جدارا ثانيا عموديا على الجدار الأول ويقسم كلا من الخليتين • ويكون لكل من الخلايا الأربع أو الأبواغ الصغيرة جدارها الحاص بها ، ومع ازديادها فى المجم تنطلق وتحرر نفسها من جدار الحلية الميوزية االاصلية • وفى بعض الأنواع كما فى الجنس أريكا قد تبقى الأبواغ الأربعة معا وتنتشر كرباعيات بوغية •

أما في بايونيا ، فان عملية تكوين الجدار تكون مختلفة فلا تتكونأى جدر الا بعد الانقسام الثاني للعملية الميوزية حين يتكون معا في نفس الوقت الجداران المتعامدان • وتختلف عمليات تكوين الجدر اختلافا كبيرا في النباتات الدنيئة • ويمكن للطالب الرجوع للتفاصيل الخاصة الى كتاب شارب (١٩٣٤) •

ويتشابه سلوك الخلايا الأمية للاسبرمات في الحيدوانات مع سلوك

التعلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في النباتات الراقية ، في أنه يتكون منخلية ميوزية واحدة أربع خلايا • غير أن انقسام السيتوبلازم يكون عن طريق عملية الاختناق تماما كما في انقسام الخلايا الجسمية في الحيوان •

ويكون الناتج النهائى للانقسام الميوزى فى مبايض الحيوانات مقصور ا على خلية واحدة عاملة هى البيضة • أما فى النباتات فتختلف العملية والنواتج المنهائية ، من مجموعة نباتية الى أخرى وربما كان آكثر تحقيقا للفائدة أن فرجى ممالجة طرق تكوين هذه النواتج الى القسم التالى من هذا الباب •

التكاثر

يرتبط دخول العملية الميوزية في دورة حياة الكائنات بدخول نظام المحر مضاد في نتائجه وهو اتحاد الجاميطات ،اندماج الخلايا أو النويات ، وحيث يختزل الانقسام الميوزي العدد الكروموسومي من الحالة الثنسائية المحبوعة الى الحالة الأحادية فان الاتحاد الجاميطي يستعيد الحالة الثنائية المجبوعة باتحاد الحلايا الأحادية المجبوعة والتي تسمى الجاميطات فاذا عليت أو تحورت احدى العمليتين ، فلابد أن تعوضها العملية الأخرى حتى يمكن ضمان الاستمرار الناجع للنوع (انظر الباب السابع عشر) ويصل تتوع هذه الأنظمة الى حد الادماش وقد قارب كثير من الأنواع درجة غير ماتنوع هذه الأنظمة لكي تموض التحورات التي استتبت داخسل المسلالات والأنواع التابعة لمجبوعات معينة ،

ويمنع ضيق المقام من الدخول في وصف شامل لدورات التكاثر التي قيير المجموعات المختلفة في النبات والحيوان والنباتات وسفة خاصة وتعرض سلسلة معقدة من دورات التكاثر ترجع صعوبتها الى التحسورات التركيبية للأعضاء الجنسية والتباين في درجة التعقيد والحجم والاستغلال النسبي للطور الجاميطي والطور البوغي ولهذا السبب ولسبب دورة الحياة في الحيوان التي يمكن اقتصارها والغراض وصفية وعلى طراز ممتسل مستكتفي ببحث تاريخ التكاثر في مغطاة البذور فقط و ونحيل الطالب الى الكتب الدراسية المالوفة في النبات للاحاطة بدورات الحياة الأخرى و

التكاثر في الحيوانات

تتبع دورة الحياة في الحيوانات العديدة الخلايا والتي فيها التكاثر الجنسي اجباريا ، سلسلة منتظمة من الأحداث • فتنقسم البيضة المخصبة الثنائية المجموعة وتتميز الخلايا الناتجة لتكون جسم الحيوان • ويصبح النسيج التوالدي جزءا منه • وبتكوين الجاميطات ، في المبايض والحصيات ، عن طريق الانقسام الميوزي ، نحصل على العدد الكروموسومي المختزل الذي يعاد الى الثنائي ثانية عند حدوث الاتحاد الجاميطي في البيضة الناضجة • ويتحدد عادة النسيج التوالدي في المراحل الجنينية المبكرة ، حتى انه ، في بعض الحشرات يمكن التعرف على مركزه كجزء متحور من السيتوبلازم في البيضة غير المنقسمة •

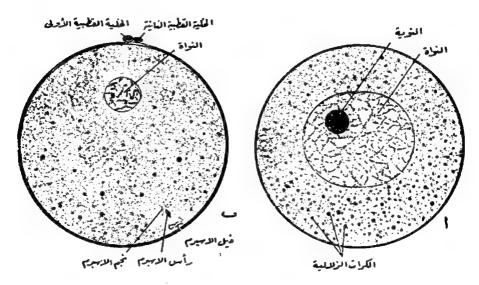
وفى الحيوانات التديية نجد أن عدد البيضات قليل اذا ما قورن بالأعداد الهائلة التى تنتج فى بعض السمك والحيوانات اللافقارية وعلى العموم فان الخلايا الاسبرمية تكون عديدة فى معظم أقسام الحيوان غير أنه بغش النظر عن العدد، فان كلا من البيضات والاسبرمات، ينشأ من خلايا تتكاثر داخل الأعضاء التناسلية وهذه الخلايا الولودة هى المولدة للخلايا الأمية للبيضات والخلايا المولدة للخلايا الأمية للسبرمات التى تنضج لتعطى على التوالى الخلايا الأمية للاسبرمات تمهيدا لبسسه التوالى الخلايا الأمية للاسبرمات تمهيدا لبسسه

تكوين البيضات في الحيوانات: يحترى البيض في الحيوانات عموما على كمية كبيرة من المواد الفذائية الاحتياطية تخزن لتفذية الجنين بعسد الاخصاب و وربعا يكون لوجود هذا الفذاء الاحتياطي علاقة بالحقيقة المألوفة وهي أن بيضة عاملة واحدة فقط هي التي تنضج من الخلية الميوزية الأصلية بدلا من الخلايا الأربع العادية (شكل ٣ ـ ١٧) .

وتبدأ عملية تكوين البيضات في الخلايا المولدة في المبيض فيزداد حجمها لتكون الخلايا الأمية البيضية الاولية • ويجرى الانقسام الميوزى في همنه الخلايا حيث يتبع النهج المعتاد فيماً عدا أنه يحدث غالبا خلال زيادة حجم الخلايا أن يضطرب سير الدور التمهيدى فتطول فترة الدور الضام أوالدور الانفراجي ، اذا كانت في حاجة الى احتواء كميات كبيرة من المواد المحية • وقد تصل الكروموسومات خلال هذه الفترة الى أطوال غير عادية متخذة مظهرا زغبيا نتيجة لزوائد جانبية تتكون على مدى طولها ، كما في بيض مظهرا زغبيا نتيجة لزوائد جانبية تتكون على مدى طولها ، كما في بيض

البرمائيات • وتعرف هذه بالكرموسومات و الفرشاوية الشكل ، لمشابهتها الواضحة للفرشاة الأنبوبية •

وبرجوع الكروموسومات الى طولها العادى يعاود الانقسام الميوزى صيره فيجرى بالقرب من غشاء البيضة مقابلا للغذاء الاحتياطى المخزن • وعموما فان المغزل يكون فى معظم الحلايا الأمية للبيضات صغيرا تماما • وينتج عن اتمام الانقسام الميوزى الأول خروج زر مكون من خلية صغيرة ذات نواة تكسون



شكل ٣ ــ ١٧ : بيض قنفذ البحر ، توكسو نيوستس ، (أ) قبل أن يتم الانقسام الميوزي و (ب) بعد الانقسام الميوزي ودخول الحيوان المنوى ٠

الجسم القطبى الأول • ويعطى الانقسام الثانى خلية مماثلة هى الجسمالقطبى الثانى • وتغوص النواة الأحادية المجموعة الباقية فى داخل البيضة ، حيث تتحد فى النهاية بنواة الاسبرم الذى يدخل البيضة • وفى خلال هـــنه المدة قد ينقسم الجسم القطبى الأول ، وبتجمع هذان الجسمان والجسم القطبى الثانى يظهر على سطح البيضة ثلاث خلايا صغيرة تأخذ فى الانحلال بعــد ذلك •

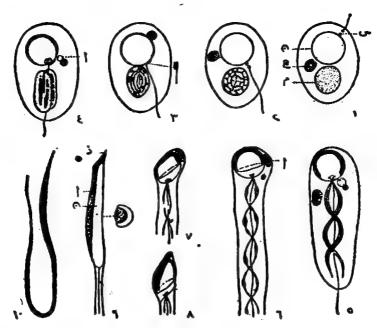
وتسلك عادة الأجسام القطبية أو الخلايا القطبية هذا النحو الذي وصفناه ، غير أنه يعرف بعض التحورات ، ففي البيض الذي به كتلة من

المع كبيض الحشرات والقشريات ، لا تتكون الأجسام القطبية فعلا على النحو المذكور بل تبقى كنويات قطبية مطمورة في السيتوبلازم عند حافة البيضة دون أن تبرز الى الخارج ، وفي حشرات أخرى من مجموعة الكوكسدى ، قد يتكون جسم قطبى واحد ولكنه يغوص ثانية فيما بعد في داخل البيضةليتحد بنواة البيضة ، محققا بهذا صورة غير عادية من الاخصاب ، وتصاب الأجسام القطبية الأخرى في نفس المجموعة بنوع من الفطر وتكون عضوا يعسرف « بالجسم الفطرى » لا تعرف وظيفته ، كما قد تجرى بالأجسام القطبية عملية غير طبيعية من زيادة الحجم والانقسام ، وقد شوهد اختراق الحيوانات المنوية لها أحيانا ، ويبدو بوضوح أنه يجب اعتبارها كخلايا جنسية أثرية فقدت القدرة ، في معظم الحالات ، على الاستمرار في النمو ،

تكوين الاسبرمات في الحيوانات : الخلايا التوالدية الكلمنة في خسية الحيوان هي الخلايا المولدة للخلايا الأمية للاسبرمات وهي التي تكون التيجة لانقسامها المتكرر الخلايا الأمية الأولية للاسبرمات التي يجرى بها الانقسام الميوزى والنواتج النهائية لهذه العملية هي أربع اسبرماتيدات أحادية المجموعة والتي تتحول في النهاية عن طريق عملية معقدة من التميز ، تعرف بتكوين الحيوانات المنوية ، الى حيوانات منوية متحركة (٣ ـ ١٨) .

ويتركب أغلب الحيوان المنوى التام النمو من رأس وذيل ويحوى البحزء الأول النواة الشديدة الاندماج والاكروسوم الذي يكون كقلنسوة فوق النواة ، والمعتقد أنه مستمد من مواد جولجى وقد يكون للاكروسوم نهاية مدببة يظهر أنها تعمل كوسيلة لاختراق غشاء البيضة عند الاخصاب ويقسم الذيل عادة الى وخيط محورى و و غمد الخيط و ويتكون الخيط عن طريق اسمتطالة جزء من أحد السنتريولين الموجودين بكل اسبرماتيدة ويتحسور الجزء الباقي من هذا السنتريول مع السنتريول الثاني الى تنظيمات مختلفة عند قاعدة النواة وهذه تصل الرأس بالخيط المحورى وعند قاعدة الخيط بالقرب من الرأس ، يوجد حلزون أو كتلة مندمجة من المواد الكوندريوسومية المحورة وأما غلاف الخيط فهو من أصل سيتوبلازمي و

الاخصاب: يشمل الاخصاب نفوذ الحيوان المنوى الى داخل البيضة وما يتبع ذلك من اتحاد النواة الابوية بالنواة الأمية • وبالاضافة الى ذلك فان الاسبرم • الذي يسهم بنواته وسنتريوله • يقوم عموما بتنشيط البيضة



شكل ٣ ـ ١٨ : تعثيل تخطيطى لعملية تكوين الاسبرمات فى الحيدوان (أ) اكروسوم مستمد من مادة جولجى (س) سنتريولات يتكون منها السوط (ن) نواة (م) نيبنكرن أوالكتلة الميتوكوندرية التى تكون حلزونا ثنائى الخيط يمتمد الى داخمال الذيل ٠ (ذ) ذبابة رأس الاسبرم ٠

فتبدأ عمليات الانقسام • وبالتأكيد انه لا تحتاج البيضات القادرة على النمو البكرى الى تنشيط لتبدأ عملياتها التكوينية • ولكن حيثما وجد الاتحساد الجاميطي كحدث طبيعي في دورة الحياة , فانه يبدو أن دخول نواة الاسبرم الى سيتوبلازم البيضة يطلق زناد الجهاز الذي يقوم بالتغيرات الفسيولوجية الضرورية لتحويل البيضة الكامنة الى أخرى تجرى في انقساماتها بنشاط • ومع أن فهمنا لطبيعة التحولات الفسيولوجية لايزال ضئيلا , فأننا نعرف أنه من المكن الاستعاضة عن الاسبرم بعوامل طبيعية أو كيميائية كوسيلة للتنشيط •

وفى بعض الحيوانات يخترق الاسبرم البيضة قبل اتمام الانقسام الميوزى أو عملية النضج ، كما تسمى أحيانا • كما يعرف بالتأكيد فى بعض أنواع من الحشرات المعينة والديدان الحلقية والضفدعة والفار أن اختراق الاسبرم للبيضة ضرورى لاتمام الانقسام الميوزى حيث تقف العملية فى أية

مرحلة من الأدوار المختلفة اذا حدث أن فشل الاخصاب • غير أن الانقسام الميوزى في قنفذ البحر ، يتم قبل دخول الاسبرم •

وتعتبر نواة الاسبرم أنها الاسهام الوراثي الأساسي للذكر في عملية الاخصاب ولكنها ليست الاسهام الوحيد • ففي قنفذ البحر ، اكينوس ،وفي الاسكارس يحمل رأس الاسبرم الذي ينفذ الى سيتوبلازم البيضة سنتريول الاسبرم وهو الذي يقود تكوين مغزل الانقسام الأول • وحياك أيضا أدلة تشير الى أن الاسبرم يجلب معه داخل البيضة ميتوكوندريا ومواد جولجي كما في الفار مثلا • ولكن لا يعرف ما اذا كانت تصبح اضافات الى مكونات سيتوبلازم البيضة المخصبة أم أنها تنحل بعد دخولها •

وبعد تحقق نفوذ الاسبرم الى داخل البيضة ، وبعد تمام عملية النضج تندمج النواتان وقد يحدث الاندماج قبل بده الدور التمهيدى للانقسام الأول للبيضة المخصبة أو قد لا يحدث حتى الدور الاستوائي حيث تختلط عندئذ كروموسومات الأنثى على الصغيحة الاستوائية كما في الاسكارس وفي السيكلوبس من الكوب بود ، تنقسم كروموسومات كل من المجموعتين الأمية والأبوية معا وفي توافق تام في التوقيت لكنهسا تظلان خلال مراحل التغليج الأولى مرئيتين واضحتى الانفصال وقد تكونان أزواجا من النويات على أنه في النهاية لا يلبث أن يتم الاندماج بين كل زوج لتكوين نواة ثنائية المجموعة و

التكاثر في النباتات

دورة الحياة في النباتات الراقية ، وهي المجموعة الوحيدة التي سنبحثها هنا ، دورة معقدة تشمل تبادل الأطوار (ماشواري ١٩٥٠) •

ويؤلف الطور البوغى فى مغطاة البذور ، سواء كان شجرة أو شجيرة أو عسبا يؤلف الجزء الغالب من نباتاتنا الخضراء • ويجرى الانقسام الميوزى داخل المبايض والأسدية ويعطى أبواغا لا جنسية • وينصو كل بوغ بدوره الى د طور جاميطى ، وهو ، فى مغطاة البذور ، طور متطفل ينتج الجاميطات الجنسية • وتؤدى الجاميطات التى تتحد بعد التلقيح الى تكوين الطور البوغى ثانية • ولما كانت نواتج الانقسام الميوزى فى مغطاة البذور هى أبواغ من

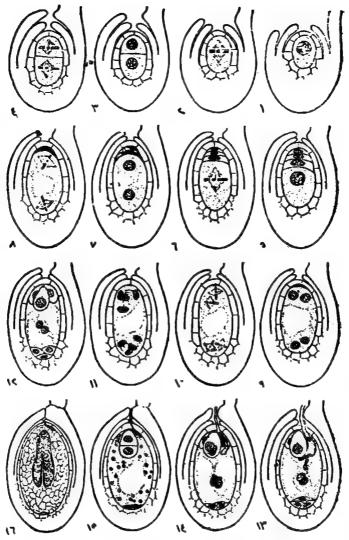
حجمين فقد عرفت العمليتان و بعملية تكوين الابواغ الكبيرة ، (شكل ٣ ــ ٢٠) وتحدث الأولى في المبيض والثانية في السداء ٠ في المبيض والثانية في السداء ٠

تكوين الأبواغ الكبيرة في مغطاة البلود: الطور الجاميطي المؤنث في النباتات الراقية طور مختزل ومتطفل محوط بأنسجة الطور البوغي ويعتمد عليها في التغذية ويمكن تتبع نشوئه ، من الوجهة التطورية وعلى الأقل من وجوهها العريضة ، الى الأطوار الجاميطية المستقلة الحياة في النباتات البدائية الأرضية وقد وصل الاختزال الى مداه النهائي تقريبا في مغطاة البنور ، حيث يكون الطور الجاميطي محصورا داخل جدار الحلية الأصلية ، « البوغ الكبير » ، أو في بعض الحالات الحلية الأمية للأبواغ الكبيرة غير أنه قد يصل ، داخل هذه الحدود ، الى حالة عديدة الحلايا وعديدة النويات ،

ويتكون البوغ الكبير داخل البويضة في مبيض مغلق حيث تزداد احدى الخلايا في الحجم ويجرى بها الانقسام الميوزى • وهذه الخلية هي الخليسة الأمية للأبواغ الكبيرة • وتقع أسفل الطبقة الخارجية للنيوسيلة مباشرة • وما يحدث بعد ذلك يتباين من نوع الى آخر • وسناتى هنا على عمليتين منها لتمثيل هذا التباين •

فغى الذرة (شكل ٣ – ١٩) تكون نواتج الانقسام الميوزى أربعسة أبواغ كبيرة مرتبة طوليا ، ويؤول الأمر فى النهاية بانحلال ثلاثة منها بينما يزداد الرابع فى الحجم ليكون و الكيس الجنينى ، الذى هو و الطورالجاميطى المؤنث ، والذى يملك فى البداية نواة أحادية المجموعة ، وتمر هذه النواة قبل الاخصاب بثلاثة انقسامات ميتوزية لكى تعطى ثمانى نويات أحادية المجموعة ترقد طليقة فى سيتوبلازم الكيس الجنينى ، وتقع ثلاث من هذه النويات عند جدار الكيس الجنينى المقابل و للنقير ، ، وهو الفتحة الواقعة النويات عند جدار الكيس الجنينى المقابل و للنقير ، ، وهو الفتحة الواقعة الثلاث والتى يتكون حولها جدر هى و الخلايا السمتية ، و أو المقابلة ، ، وفى معظم النباتات ، تضمحل هذه الخلايا عقب الاخصاب غير أنها فى الذرة منقسم لتكون كتلة من نسيج يقوم بوظيفة غذائية ،

أما في الجهة الاخرى المضادة من الكيس الجنيئي فان جدرا خلوية

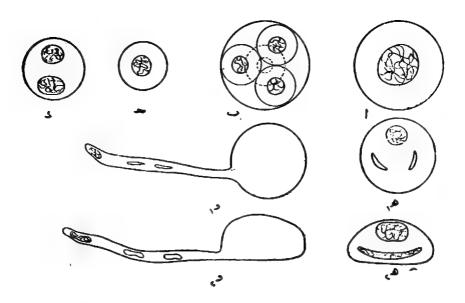


شكل ٣ ـ ١٩ : عمليات تكوين الأبواغ الكبيرة وتكوين الطور الجاميطي المؤنث وتكوين المجنية المبكر في نباتات مفطاة البذور الذي تعتبر الذرة مثلا لها • (١ ـ ٥) انقسامي العملية الميوزية التي تؤدى الى تكوين رباعي طولي من الأبواغ الكبيرة • (٦ ـ ١٢) تكوين الكيس الجنيني عن طريق ثلاثة انقسامات ميتوزية متتابعة في آخر بوغ كبير الى الداخل • (١٢) البيضة والخليتان المساعدتان عند القمة والنواتان القطبيتان في الوسط والخلايا المقابلة (السمتية) الثلاث في القاع • (١٢) انطلاق خليتين اسبرميتين من الأنبوبة اللقاعية الى داخل الكيس الجنيني الذي الخترقته • (١٤) عملية الاخساب المزدوج حيث يتحد أحد الاسبرمين بنواة البيضة والأخسر بالنواتين القطبيتين المندمجتين لتعطى على الترتيب زيجوتا ثنائي المجموعة ونواة اندوسبرم ثلاثية المجموعة • (١٥) جنين ذو خليتين والاندوسبرم عديد النويات الحسرة • (١٦) جنين ذو خلقت في واندوسبرم خلوي •

تتكون لتفصل ثلاثا من النويات الباقية الواحدة عن الاخرى وتصسيب الوسطى منها و خلية البيضة ، أما الاثنتان الأخريان ،وهما لاتقومان بوطيفة ظاهرة ، فتكونان و الخليتين المساعدتين ، وآما النواتان المتبقيتان من النويات الثمانى الأصلية فتقتربان بعضهما من بعض فى وسط الكيس الجنينى واما أن تندمجا لتكونا و نواة الاندماج الثنائية ، أو تبقيا متجاورتين ، كما فى الذرة ، وتلك هى الحال التى يكون عليها الكيس الجنينى وقت الاخصاب ،

أما في نبات الزنبق فلا يتكون من الانقسام الميوزي رباعي طولي من الخلايا الأحادية المجبوعة ، بل تتحول الحلية الأمية للأبواغ الكبيرة مباشرة عن طريق الانقسام الميوزي الى طور جاميطي مؤنث ، فتبقى واحدة من النويات الأربع ، التي لا تزال داخل جدران الخلية الأمية الأصلية ، عند الطرف النقيري بينما تتجه الثلاث الباقية الى الطرف د الكلازي ، المقابل حيث تندمج لتكون نواة ثلاثية أي تحتوى النواة الآن على ثلاث مجموعات كروموسومية ، ويجرى بكل من النواتين ، الأحادية والثلاثية ، انقسامان ميتوزيان ينتج عنهما أربع نويات أحادية عند الطرف النقيري للكيس الجنيني وأربع ثلاثية المجموعة بغوار جدار الكيس الجنيني لتعمل كخلايا سمتية ، بينما تكون ثلاث نويات أحادية المجموعة ، البيضة والخليتين المساعدتين ، أما النواتان الباقيتان ، واحداهما أحادية والأخرى ثلاثية ، فتنلمجان في وسط الكيس الجنيني لتكونا نواة الاندماج وتحتوي على أربع مجموعات كروموسومية ، ولهذا فهي ، بالمقارنة مع نواة وتحتوي على أربع مجموعات كروموسومية ، ولهذا فهي ، بالمقارنة مع نواة الاندماج الثنائية في الذرة ، رباعية المجموعة ،

تكوين الأبواغ الصغيرة في مغطاة البلود: يجرى الانقسام الميوزى في المتك قبل تفتح الأزمار (شكل ٣ – ٢٠٠) وتزداد في الحجم كل من الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة , والتي يوجد منها أعداد كبيرة في كل متك , وتدخل في عملية للانقسام الميوزى , وفي آخر الأمر تكون كل منها مجموعة رباعية من الخلايا أو « الأبواغ الصغيرة » • وينفصل كل من الأبواغ الأربعة عن الباقي وينمو الى « طور جاميطي مذكر » • ففي كل منها تنقسم النواة المفردة لتعطى « نواة تناسلية » و « نواة للأنبوبة » • وفي كثير من الأحيان يشار اليهما على ونواة تناسلية) ولكن لا يتكون حولهما جدر مميزة عادة •



شكل ٣ - ٣٠ : عمليتا تكوين الأبواغ الصغيرة وتكوين الطور الجاميظي المذكر • ٢٩ خلية أمية للأبواغ الصغيرة ، (ب) رباعي أبواغ صغيرة ناتج من انقسامي العملية الميوزية ، (ب) بوغ صغير عمد الانقسام الأول للبوغ الصغير • (د) بوغ صغير بعد الانقسام الأول للبوغ الصغير مبينا نواة الأنبوبة (أعلى) والنواتين التناسليتين (أسغل) ، (م) حبة لقاح بالغة كما نراها في الذرة ، وبها خليتان اسبرميتان ناتجتان من انقسام النواة التناسلية ، (م) حبة لقاح بعد انباتها وتري كما نراها في الترادسكانتيا ، وبها نواة تناسلية واحدة طويلة ، (وم) حبة لقاح بعد انباتها وتري نواة الأنبوبة عند طرف الأنبوبة اللقاحية (وم) حبة لقاح نابتة بعدد حدوث الانقسام الثاني للبرغ الصغير داخل الانبوبة اللقاحية .

وتكون النواة التناسلية عادة كثيفة مندمجة مستطيلة نوعا ما وداكنة الاصطباغ ، بينما تكون نواة الأنبوبة مستديرة وأخف اصطباغا • وتنقسم بعد ذلك النواة التناسلية لتكون الجاميطيتين الذكريتين أو الاسبرمين • ويختلف الوقت الذي يجرى فيه هذا الانقسام • ففي الذرة ، يقع قبل انتثار حبوب اللقاح وعلى ذلك فان حبوب اللقاح الناضجة عند د انفجار المتك ، أي تفتحها ، لكي تحرر حبوب اللقاح ، تحتوى على ثلاث نويات ، نواة الانبوبة والنواتين الاسبرميتين (اللتان يحوط كل منهما جدارا ولذا يمكن اعتبارهما خليتين اسبرميتين) • غير أنه في الزنبق ، يجرى الانقسام داخل الأنبوبة اللقاحية أثناء نموها داخل القلم في طريقها الى فتحة النقير في البويضة •

الاخصاب : عند وقوع حبة اللقاح على الميسم عن طريق الريح أو الماء أو المحترات فأنها تنبت لتكون أنبوبة تمر خلال القلم وتصل آخر الأمر الى تغير البويضة وتفرغ محتوياتها في الكيس الجنيني • وتدخل عادة نواة الاتبوية أولا الى الأنبوبة اللقاحية وتقسم عموما عند طرف الأنبوبة حيث يقلل اتها تحكم نمو الأنبوبة • وتتبعها الخليتان الاسسبرميتان أو النسواة التناسلية ، وفي الحالة الأخيرة يجسري انقسام النواة التناسلية داخسل النبوبة •

وعند وصول طرف الأنبوبة الى النقير يمر الاسبرمان الى الداخل ومن المحتمل أن هضم الأنسجة هو الذى يسمع بدخولها الى داخل الكيس الجنيئي ويتحد أحدهما مع البيضة ليكون الزيجوت ، بينما يتحد الثانى مع توقد الاندوسبرم وفى الذرة تكون نواة الاندوسبرم كلاتية المجموعة ، أما فى الزنبق فانها تكون خماسية المجموعة ويكون قد المربوبوت فى كلتا الحالتين ثنائى المجموعة ، وحيث ان كلا الاسبرمين قد المستخدما فى هذه المملية فانه يطلق عليها الاسم و الاخصاب المزدوج ، وستخدما فى هذه المملية فانه يطلق عليها الاسم و الاخصاب المزدوج ،

ويعد الاخصاب ينمو الزيجوت ليكون النبات الجنينى فى البذرة , بينما تكون نواة الاندوسبرم كتلة من النسيج المغذى يعيش عليها الجنين المتكون وقد يكون الاندوسبرم , الذى يسبق الجنين فى الاندسام ، جدرا حول النويات الناتية من الاندسام أو تظل و فى حالة حرة » فترقد النويات طليقة داخل كتلة من السيتوبلازم بجوار جدار الكيس الجنينى وقد تتكون جدر خلوية حولها فيما بعد أو لا تتكون تبعا لنوع النبات ويترتب على فشل تكوين الاندوسبرم تكوين بذور بائرة و

وعلى هذا فالبذرة في النباتات المفطاة البذور هي عبارة عن « موزايك وواتى » مكون من أنسجة أمية وزيجوتية واندوسبرمية ، لكل منها تركيبه الكروموسومي والوراثي • غير أنه عند نضج البذرة ، قد يوجد الاندوسبرم أولا يوجد كنسيج محدد • ففي الذرة ، مثلا ، يكون الاندوسبرم معظم البذرة وصد الجنين بالتغذية في الابتداء • ويؤثر عدد كبير من الموامل الوراثية المختلفة على تركيب الاندوسبرم في الذرة وعلى لونه • وقد انتفع بهذه العوامل بطرق فعاله في البحوث الوراثية السيتولوجية • الا أن بذرة الغول لا تحتوى عتد المتضج اندوسبرما ، فبالرغم من وجوده في بادىء الأمر فان الجنين النامي يعتمه ومختزنه في الفلقتين كغذاء احتياطي يستخدم أثناء الانبات والنمو

الباب الرابع وظهفت اكتروموسوم

ترتكز الوراثة السيتولوجية على الفرض بأن الكروموسومات هي الوسيلة الرئيسية لانتقال التوارث • ولا يمكن أن تتكامل حقائق الانقسام الميتوزى والانقسام الميوزى مع البيانات الوراثية الا اذا كان هذا الغرض صحيحا •

وقد تأخر قبول هذا الفرض طويلا ، رغم أنه يبدو الآن واضخا ، وذلك لأن كثيرا من البيولوجيين كانوا مترددين في اعتبار أن الكروموسوم يحتل هذا الدور الرفيع في تعيين الميزات الوراثية للأفراد والأنواع وذلك حتى يحصلوا على دليل لا يقبل السك ، غير ان هذا التحرز قد استبدل بالاعتقاد العمام السائغ بأنه يجب البحث عن الأجوبة الخاصة بمشاكل النمو والتميسز ، والتي هي في النهاية تحدد شخصية الكائن وفرديته ، عن طريق زيادة المعلومات عن الطبيعة الجزيئية للكروموسوم وعلاقاته الكيميائية بالبيئسة الخلوية المحيطة به ، ولم يهتز هذا الاعتقاد بعد ادراك أن السيتوبلازم يحتوى على جسيمات حبيبية ذات طبيعة تكاثرية ذاتية من النوع الذي قد يعرض درجات مختلفة من الاستقلال ،

وقد أشارت اكتشافات باحثى السيتولوجيا الأوائل من ١٩٠٠الى ١٩٠٠ بكل جلاء الى أهمية الكروموسومات فى استمرار التسلسل النسبى للخليسة وللنوع • غير أن نظرية الكروموسومات للوراثة لم تعلن رسميا بسبب افتقارها الى الدليل الوراثى الدامغ • ولم يتبين تماما المعنى والأهمية الكاملة للدور الأساسى للكروموسومات قبل ادراك التوازى بين انتقال الوراثة وسلوك الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزى •

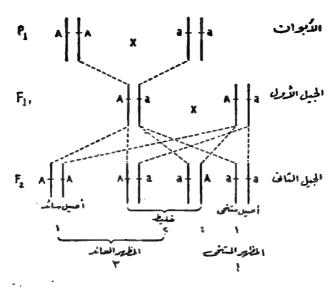
الأساس المبادى للوراثة المندلية

قانون الوراثة الأول لمندل

يكون قانونا مندل للوراثة الأساس لعلم الوراثة التقليدى • ورغمأنهما قد نشرا في عام ١٨٦٥ فانه لم يدرك ما ينطويان عليه من قيمة الا بعد حوالي ٣٥ سنة حين أعيد اكتشافهما • وقد وضع هذان القانونان التوارث على أساس كمى وجعلاه علما دقيقا يسمع بالتنبؤ بتوزيع الصغات بين النسل طبقا لقوانين الصدفة •

ويتعلق القانون الأول لمندل بانعزال العوامل المحددة للوراثة وينص على أن الكائنات الجنسية تحمل و أزواجا من العوامل و (سماها جوهانسن فيما بعد الجينات) ينعزل فردا كل زوج منها الواحد عن الآخر في الآباء ولكنها تتحد ثانية في النسل و وهكذا بين مندل أنه في تلقيع بين نباتات قصيرة مع نباتات طويلة في البسلة (جيل الآباء P), أن النسل في الجيل الأول (F_1) كان كله طويلا ولكن عندما لقع نباتان طويلان من الجيل الأول أحدهما الآخر كان الجيل الثاني مكونا من نباتات طويلة ونباتات قصيرة بنسبة الحدما الآخر كان الجيل الثاني مكونا من نباتات طويلة ونباتات قصيرة بنسبة في الجيل الأول وظهورها في الجيل الثاني دليلا على أن و العامل و الذي يحكمها لم يفقد أو لم يتحور وكل ما في الآمر أنه لم يعبر عن تأثير له , وعلى هذا الآساس اعتبر طويل و مناهدا P على قصير الذي اعتبر و متنحيا P

وبفرض أن النبات الطويل بالتركيب الجينى AA والنبات القصير بالتركيب aa فاذا حدث الانعزال وما يليه من الاتحاد فان الجيل الأول يكون Aa وهو تركيب جينى تعبيره طويل حيث أن A كان سائداً على هالمنحى وينتج عن الانعزال للتركيب الجينى Aa في الجيل الأول أن تحتوى الجاميطات الأحادية على A أو a وهي تعطى تبعا لقوانين الاحتمال والاتحادعن طريق المصادفة نسلا في الجيل الثاني AA: 2Aa: 1 aa (شكل ٤ ـ ١) وويث أن الفرد الخليط يعطى نفس التعبير كالاصيل AA فأن النسبة المظهرية ٣: ١ تظهر ، اما اذا كانت القاعدة سيادة A على على صيادة غير تامة , مما يسمح بالتعرف على الخليط ، فان النسبة المظهرية تتغق مع

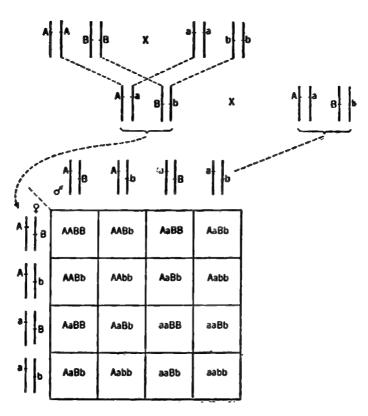


شكل ٤ ـ ١ : بيان تخطيطى للانعزال بالنسبة ٣ : ١ فى الجيل الثانى وفى حالة ما ١٤١ كان الأفراد الخليطة (Aa) فى الجيل الأول أو الجيل الثانى مبيزة عن الأفراد الأصلية للطراؤ السائد (AA) فان النسبة فى الجيل الثانى تصبح ١ : ٢ : ١ •

التركيب العاملي وصو 1 aa : 2Aa : 1 aa ويمكن اجراء اختبار حاسم للغرض الداخل في الاعتبار عن طريق تلقيح نباتات الجيل الأول مع الطراز المتنحي الأصيل وفي هذه الحالة يجب أن نحصل على النسبة ١ سائد : ١ متنع وقد أجرى مندل هذا التلقيح وكان التأكيد الكامل واضحا بعد أن حصل على أعداد متساوية من طرازى النسل وقد بينت تجارب واسعة تتصل بجينات عديدة في شتى الكائنات انطباق هذا القانون في العالم العضوى و

قانون الوراثة الثاني لمنسهل

وقد وجد مندل عند دراسته زوجين من العوامل المتفارقة أن انعزال كل منهما كان مستقلا عن الآخر وقد حصل فى الجيل الثانى (F_1) على النسبة الحاصة بزوجين من العوامل أو بهجين ثنائى ، تحقق فيها جميع توافيق الاليلات ، كما تسمى العوامل الآن ، بالنسب المتوقعة على أساس التوزيع العشوائى (شكل ٤ - ٢) • وقد أكلت و التلقيحات الرجعية ، لأفراد الجيل



شكل ٤ ــ ٢ : تمثيل تخطيطى لتهجين ثنائى يعطى النسبة ٩ : ٣ : ٣ : ١ فى الجيل الثاني • وتبعا لما قد يحدث من تفاعل بين الجينين فانه من الممكن أيضا الحمدول على النسب المعدلة ٩ : ٣ : ٤ أو ٩ : ٦ : ١ أو ٩ : ٧ أو ١ : ١ •

الأول الخليطة مع « المتنحى المزدوج الأصيل » صحة فرض مندل • ونتيجة لذلك صاغ مندل قانونه الثانى للوراثة وهو « قانون التوزيع المستقل » الذى ينص على أن « أزواج العوامل ينعزل فرداها الواحد عن الآخر بطريقسسة عشوائدة » •

الأساس السيتولوجي للورائة المندلية

كان مندل يجهل تماماً تفاصيل الاخصاب والانقسام الميوزى كما تعرفها اليوم , وهذه حقيقة لا تخدم الا في تأكيد النبوغ الرائع الذي أظهره مندل

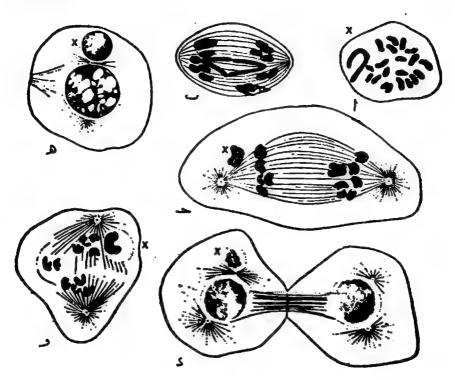
فى تحليل مشكلة توارث الصفة , ولكن بقى موضوع اعطاء العامل التظرى او الجين صورة ملموسة نوعا • وقد حقق هذا ساتون وبوفرى ودى قوير فى المدة من ١٩٠٢ ـ ١٩٠٤ ، بعد مدة قصيرة من اعادة اكتشاف قانونى منعل • والحقائق التالية تدل على أن سلوك الجينات المندلية فى الوراثة تتحكس صورتها فى سلوك الكروموسومات عند الاخصاب والانقسام الميوزى :

- ا _ فيشمل الاخصاب في النباتات والحيوانات اندماج النواتين الأميسة والأبوية داخل البيضة (أوسكار هرتفيج وشتراسبرجر) مسلا يهيى، وسيلة لاجتماع صفات الأبوين في النسل وحيث أن السهام الأسبرم يتألف أساسا من المواد النووية , فلابد أن تكون التواة هي مصدر كل الاسهامات الوراثية للأبوين •
- ۲ _ وفيما يتعلق بالسلوك النووى فان الانقسام الميوزى بهر التحد العدد الكروموسومى فى البيضة والاسبرم , ويعيد الاخساب المدد الكروموسومى الجسمى فى الزيجوت (فان بندن وبوقرى وموتحيرية وعلى ذلك فان العدد الكروموسومى لحلايا الجسم أو العدد المتاتى يتكون من مجموعتين أحاديتين متكافئتين من الكروموسومات احداما مستحد من الأم والأخرى من الأب ولكل كروموسوم قرين يتاظره طوليا (ساتون) •
- ٣ ــ وتتهيأ وسيلة لانعزال الأجزاء المستقة من الأم أو الأب فى كل زوج من الكروموسومات عن طريق عملية التزاوج ، فيتزاوج فردا كل زوج كروموسومى أثناء الدور التمهيدى الميوزى ، ثم ينفصل أحدما عن الآخر ويمر الى قطب مخالف فى الدور الانفصالي ومكذا تحويها نويات جاميطات مختلفة (وينيوارتر ومونتجمرى) *

واستنادا الى هذه الحقائق بين ساتون وبوفرى بجلاء أن الكروموسومات تعرض سلوكا موازيا تماما لسلوك العامل النظرى فى الانعزال وتكوين التوافيق و ومنذ ذلك الحين أمكن توضيع صحة نظرية الكروموسسومات للوراثة التى اقترحها ساتون وبوفرى بكل كفاية بطرق شتى عديدة وكان أول بيان قاطع لعلاقة صفة معينة بكروموسوم معين هو ما يتصل بتعيينين الجنس و

وبالرغم من أن الكروموسومات التي تعرف الآن بكروموسومات البيس

أو كروموسومات X قد وجدها هنكنج أولا في عام ١٨٩١ ، فقد انتظرنا الله ١٨٩١ – ١٩٠١ حين استخلص ماك كلنج أن كروموسوما شاذ السلوك نوعا، في الحلايا الأمية للاسبرمات في بعض الحشرات ، هو فعلا كروموسوم خاص بتعيين الجنس ، وقد توصل الى هذا الفرض خلال اعتبار الحقيقة بأنه يوجد نوعان من الاسبرم يتكونان في أعداد متساوية من ذكر بالتركيب XO

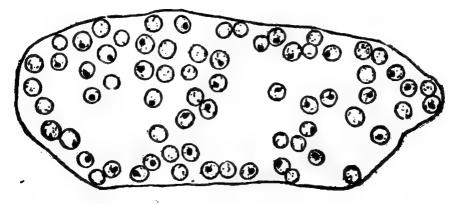


شكل 3-7: سلول الكروموسوم X في الخلايا الأمية للاسبرمات في ذكر صرصون الخيط ، جريللص (v=1) ، (ا) دور استوائي في خلية مولدة للخلايا الأمية للاسبرمات يظهر بها كروموسوم X مفسرد ، (ب) دور انفصالي في خلية مولدة للخلايا الأمية للاسبرمات (چ) العور الانفصالي الأول يظهر به الكروموسوم X وهو يس إلى أحد القطبين متقدما بقية الكروموسومات ، (د) دوربيني يظهر به الكروموسوم X داخسل حويصسلة منفصلة ، (م) مرحلة متأخرة من (و) مبينا النواتين المستقلتين ، (و) الدور التمهيدي الثاني في مرحلة متأخرة حيث قد بدأ تكوين المتزل والكروموسوم X موجود بالقمل عند أحد القطبين ،

X به کروموسوم X واحد , مقابل کروموسومین X فی الأنشی) وکذلك یوجد جنسان من الأفراد یتگونان باعداد متساویة X وحیث ان

نوعى الاسبرم لا يختلفان الا فى آن آحدهما يحتسوى على كروموسوم X في حين أن الآخر يفتقد هذا الكروموسوم (شكل 3-7), فلابد أن يكون للكروموسوم X تأثير فى تعيين جنس النسل وقل وقل قلم بوفرى وجاليك عام 19.9 وكذلك ميريل عام 1910 البرهان على ذلك ويمكن رؤية نوعين من الاسبرمات ينتجان من نويات اسبرماتيدات حشرة البروتينور من نصفية الجناح حيث يمكن مشاهدة الكروموسوم X كجسسم شديد الاصطباغ (شكل 3-3) وتتسلم البيضة كروموسوم X واحد نتيجة لانعزال الكروموسومات ويتوقف تكوين الزيجوت لذكر أو أنثى على نوع الاسبرم الذي يقوم بعملية الاخصاب و

وقد قدمت كاروثرز في ١٩١٣ الدليل على موازرة التوزيع المسوائى لزوجين من الاليلات المتفارقة (القانون الثانى لمندل) للتوزيع المسوائى لأزواج الكروموسومات وقد افترض ساتون قبل ذلك حدوث توزيع عشوائى للكروموسومات اثناء الانقسام الميوزى بحيث تتسلم الجاميطات الأحادية المجودة الناتجة كل التوافيق المكنة من كروموسومات الأب وكروموسومات الأم وقد أقامت كاروثرز الدليل القاطع المفتقد من دراسة التوزيع فردى زوج « غير متكافى والشكل » من الكروموسومات في ذكر حشرة براكيستولا من مستقيمة الأحنحة و



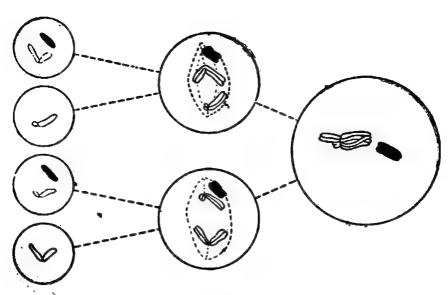
شكل 3-3: نويات اسبرماتيدية للحشرة النصقية الجناح ، بروتينسود ، مبينا ${\mathbb T}$ نواة من الفئسة ذات الكروموسسوم ${\mathbb K}$ يظهر بهسا الكروموسسوم ${\mathbb K}$ الهتروبكنسوزى ، ${\mathbb T}$ نواة من الفئة الخالية من الكروموسوم ${\mathbb K}$.

فقد اختلف فردا هذا الزوج من الكروموسومات في الحجم اختلافامرثيا وكانا يتزاوجان وينعيزل الواحيد منهما عن الآخر بانتظام • وباسيتخدام الكروموسوم X الموجود في الذكور الساسا للمقدانة المكن بيان أن توزيع فردى الزوج غير المتكافئ كان عشوائيا تماما ، معطيا أربع فئات من الاسبرمات متساوية العدد (شكل ٤ - ٥) • ويختسلف عدد أزواج الكروموسومات غير المتكافئة الشكل ، من واحد الى ثمانية ، في الأفراد المختلفة لذكور حشرتين أخريتين من مستقيمة الأجنحة وهمسا تريمروتروبس ، سير كوتتيكس • وبمقارنة التوزيع فيما بين زوجين أو أكثر من فائده الأزواج غير المتكافئة أو فيما بينها وبين الكروموسوم X أمكن لكاروثرز ثانية (١٩١٧ و ١٩٢١) بيان التحقيق الدائم للتوزيع العشوائي المتوقع على فنراها في سلوك الكروموسومات وذلك فيما يتعلق بالانعزال والتوزيد المستقل •

فروض وبراهين اضافية

وقد استدعى قبول العلاقات المذكورة آنفا بين الجين والكروموسوم استيفاء شرطين اضافيين الأول هو وجوب استمرار كروموسومى من خلية لأخرى ، ابتداء من البيضة المخصبة الى تكوين الجاميطات (لتعليل الاستمرار الوراثى الذى تتطلبه الوراثة المندلية) • وكذلك لا بد أن تكون كروموسومات البيضة الأحادية أو الاسبرم مختلفة الواحدة منها عن الأخرى نوعيا من حيث تأثيرها الوراثى (لكى يمكن تعليل الفروق الالبلية المعروف أنها تحكم التكوين) • وقد أثبت بوفرى خلال بحوثه الرائمة أن هذه الشروط مستوفاة سيتولوجيا •

وبيان استمرار الكروموسومات من جيل خلوى الى آخر مع الاحتفاظ بشخصيتها الوصفية يشكل تحديا جديا حيث ان الكروموسومات تختصفي عموما عن الانظار خلال الدور البيني ويعتبر من المستحيل طبعا تتبصح كروموسوم مفرد من البيضة الى البلوغ خلال الانقسامات الخلوية المتتابعة ، غير أن بوفرى قد أمكنه بيان أن الكروموسومات في الدور التمهيدي في نويات البلاستوميرة المبكرة للاسكارس ميجالوسيفالا تظهر في نفس المواضع البلاسية التي كانت تشغلها في الدور النهائي السابق وان حجم وشكل الكروموسومات يبقيان دون تغير ، وكان مما جعل هذهالدراسة ممكنة ،

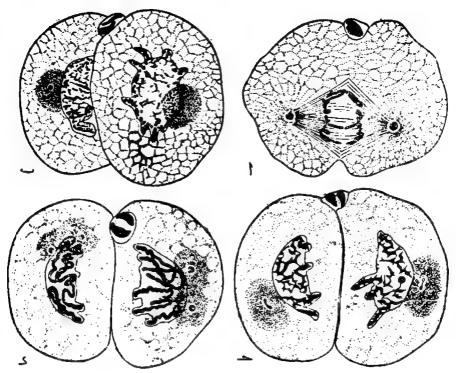


شكل 3 . 6 : تمثيل تخطيطى لمنشأ الطرز الأربعة من النويات الاسبرمية الناتجة من التوزيع العشوائي للكروموسوم \overline{X} مسع قسردى الزوج الكروموسسومي غير المتكافئ \overline{X} الكروموسوم . \overline{X} مطبوس بالأصود والنظيران غير المتكافئين أبيضان \overline{X}

للكروموسومات الكبيرة التى على شكل المعدين ٧ أو ٨ فى أن تسحب الى داخل جسم النواة أثناء اعادة تنظيمها فى الدور النهائى (شكل 3-7) • وفى الدور التمهيدى التالى توجه الأطراف الحسرة فى ههذه الفصوص مصحوبة بظهور كل من النواتين الشقيقتين كصورة مرآئية للأخرى •

كما يهيى الكروموسوم X في كثير من الحشرات برهانا اضافيا للاستمرار الوراثي حيث يبقى في حالة بكنوزية واضح الرؤية خلال جميع أدوار الانقسام • وقد بين ريس وميرسكى (١٩٤٩) حديثا أن عسم رؤية الكروموسومات في الخلية الحية المتجانسة ضوئيا خلال الدور البيني يرجع فقط الى حالة التشتت والانتشار التي تكون فيها حيث أمكن اظهمسال الكروموسومات ورؤيتها بوضوح عند إجراء تغيير في تركيز الملح • كما أن كلود وبوتر (١٩٤٣) وباحثون آخرون بعد ذلك بينوا امكان فصل خيوط كروماتينية من نويات الدور البيني بعد بقرها , باستعمال القوة المركزية الطاردة •

أماً عن اختلاف كل من الكروموسومات في المجموعة الأحادية الواحد



شكل ٤ ـ ٦ : بيضات أسكارس في حالة انقسام وهي التي استخدمها بوفرى ليبين الشخصية الفردية للكروموسومات (أ) الدور الانفسائي في الانقسام التفلجي الأول (ب) دور الخليتين مبينا الفصوص في النواة وقد تكونت نتيجة للأطراف الناتئة من الكروموسومات وجي (ج) ، (د) في الدور التمهيدي ، المبكر والمتأخر ، تبينان الكروموسومات وهي في نفس المسكان الذي شغلته في الدور النهائي السابق ،

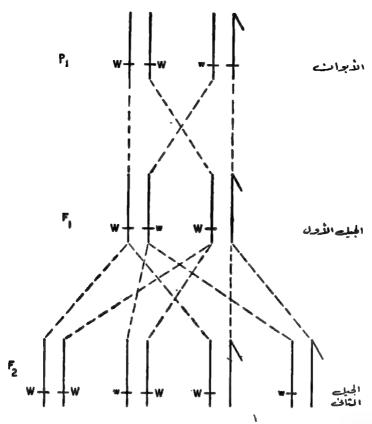
عن الآخر نوعياً من الوجهة الوراثية ، فقد أثبته بوفرى عن طريق دراسته السلوك التكوينى للبيضات الثنائية الاسبرم فى قنفذ البحر ، وهى بيضات أخصب كلا منها اسبرمين ، وحيث أن كل اسببرم يدخل سنتروسوما الى البيضة , وكذلك ينقسم كل سنتروسوم تمهيدا للانقسام الزيجوتى الأول ، فان الادوار الاستواثية والانفصالية الأولى تتميز غالبا بكونها رباعية الكوكب أى بتكوين مغزل ذى أربعة أقطاب ، كما قد يتكون فى البيضات الثنائية الاسبرم انقسامات ذات ثلاثة أقطاب ، وحيث ان النواة المنقسمة ثلاثية المجموعة (نواة البيضة بالاضافة الى نواتين اسبرميتين) ، فان توزيع الكروموسومات الى ثلاثة أو أربعة أقطاب عند الدور الانفصالي يكون غير منتظم حتما ، وقد قصل بوفرى عددا كبيرا من البلاستوميرات الناتجة من الانقسام الأول لهذه

البيضات الثنائية الاسبرم ، وبين أن معظمها كان شاذا في سلوكه التكويني ولكنها لم تكن متماثله في شذوذها • وكان بوفرى قد عرف قبل ذلك أن الأفراد الاحادية المجموعة أو الثلاثية أو الرباعية يمكنها النمو طبيعيا ، ولذا استخلص أن السلوك التكويني الشاذ هو نتيجة للتوزيع غير المنتظلم للكروموسومات الذي يجرى في الانقسامات الأولى المتعددة الاقطلسلا (الانقسامات التي تلي ذلك تكون عادية) • وينبني على هذا أنه يجب أن يكون لكل كروموسوم طبيعة نوعية فردية تعبر عن نفسها أثناء التكوين والنمو • ونحن الآن نعرف أن الفروق النوعية بين الكروموسومات تكمن في المينات المختلفة نوعيا والتي تتكون منها الكروموسومات •

الارتباط بالجنس

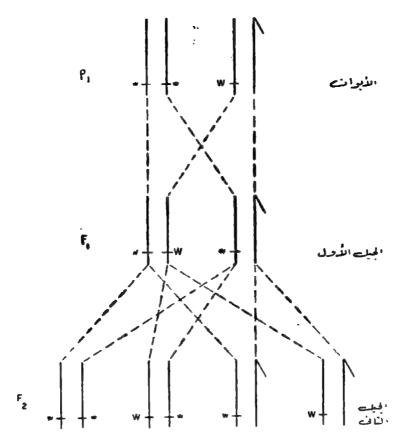
لم يهيى التوازى بين السلوك الجينى والسلوك الكروموسومى الذى بحثناه آنفا أكثر من مجرد دليل تفصيلى غير مباشر على أن الجينات محمولة في الكروموسومات أو أنها جزء منها • وقد ظل الموقف على هذا النحو الى أن بين بردجز (١٩١٦) في سلسلة من الدراسات الكلاسيكية , أن جينا معينا يوجد في كروموسوم معين •

وكان ت • ه • مورجان قد بين أن انتقال دأبيض white وهوجين متنحى للون العين في المدروسوفلا ميلانوجاستر ، يتوقف على الجنس الذي يحمل الجين عند اجراء التلقيح الأول • فمثلا اذا لقح ذكر أبيض العينين أنثى حمراء العينين فان ذباب الجيل الأول من الجنسين يكون أحمر العينين في حين تكون اناث المجيل الثاني جميعا حمراء العينين أما الذكور فتكون حمراء العينين وبيضاء العينين في أعداد متساوية (شكل ٤ ـ ٧) • وحيث ان الجنسين ينتجان بأعداد متساوية فان مثل هذا التلقيح يعطى النسببة العادية ٣ : ١ فيما عدا الأفراد المتنحية البيضاء العينين فأنها تكون ذكورا دائما • وعند اجراء التلقيح العكسي باستخدام انثى بيضاء العينين وذكر أحمر العينين فان ذكور الجيل الأول تكون بيضاء العينين وآنائه حمراء العينين ، أما العينين فان ذكور الجيل الأول تكون بيضاء العينين وآنائه حمراء العينين ، أما النصف الآخر من كل منهما فيكون أحمر العينين •



شكل 3 - V: نتائج الجيلين الأول والثاني لتلقيح أنثى من الطرأز البرى ، أحمر العينين (\mathbf{W}) في الدروسوفلا ميلانوجاستر \mathbf{W}

وهذا النوع من الوراثة يتوازى مع انتقال الكروموسوم X كما هو ممثل في (الشكل ٤ - ٨) * غير أن بردجز (١٩١٦) بين نهائيا أن الجين (أبيض) موجود في الكروموسوم X فقد لاحظ في تلقيح بين أنثى بيضاء العينين وذكر أحمر العينين ، ظهور أفراد شاذة يشير تركيبها العامل الى حدوث فشل في طراز الوراثة التصالبية المعتاد للكروموسومات • وهكذا حدث أن جيلا أولا كان يجب ألا يحوى بين أفراده غير اناك حمراء العينين وذكور بيضاء العينين وذكور حمراء العينين وذكور حمراء العينين وذكور الناث الشاذه بمعدل ١ في كل ٢٥٠٠ ومعدل ظهور الذكور الشاذة ١ في كل ٢٥٠٠ ومعدل ظهور الذكور



شكل $3 - \Lambda$: تتأثّج الجيلين الأول والثاني لتلقيع أنثى من الطراز البرى بيضاء العيدين (W) بذكر أحمر العيدين (W) في الدروسوفلا ميلانوجاستر •

ومبين بالشكل ٤ ـ ٩ تفسير بردجز لهـذه الظاهرة المعروفة بعـدم الانفصال الابتدائى • فالانات الشاذة تنتج بسبب أنه يحدث أثناء الانقسام الميوزى للبيضة أن يبقى الكروموسومان X فيها ثم تخصب البيضة فيما بعد باسبرم يحمل الكروموسوم Y • ولقد تأكد سيتولوجيا أن جميع الاناث الشاذة البيضاء العينين كانت XXX بعدلا من XXX • أما الذكـور الشاذة الحمراء العينين فتنتج من تلقيع بيضة خالية من الكروموسوم X •

وتكون الذكور من الطراز XO عقيمة لفيساب الكسروموسوم Y ويدل معدل ظهورها المرتفع على أن تكوين البيضات الخالية من الكروموسوم

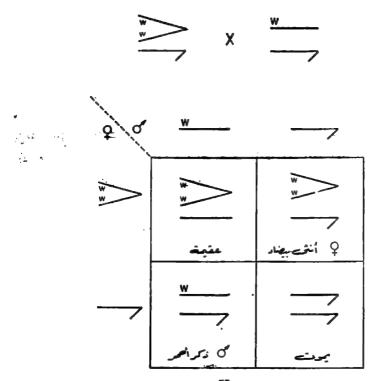
0,0	v	¥.
w بیض عادی	۵۷۷ أنثن حجواد عا دينظ	۳۷ ذکر أبیض عاد ق
بی <u>ف</u> ت شا د ww	www مموست عادة	۱ نٹھے میضیاہ شاذہ
O ₁	W0 ویحر أحمر عادی	40 مجون ت

شكل 3 - 9: بيان تغطيطي يبين نشأة الأفراد الشاذة في الدروسوفلا ميلانوجاسعر X في حالة تكوين بيضات ذات كروموسومي X وبيضات خالية من الكروموسوم X نتيجة لعدم الانفصال \bullet

X أعلى من تكوين البيضات X ويمكن تعليل هذا بغرض أن البيضات الخالية من الكروموسوم X تنتج من عدم الانفصال الأولى (بمعدل 1 في كل ٢٥٠٠) , وكذلك من فشل بقاء أحد كروموسومي X في تواة البيضة ولربما كان ذلك بسبب التلكؤ والتخلف في الدور الانفصال وقد وجد بردجز أيضا أنه يمكن بيان حدوث عملية عدم الانفصال الابتدائي في عدد من الجينات الأخرى المعروف أنها تقسع على الكروموسوم X , وكذلك لبعض الجينات الموجودة على الكروموسوم الرابع الصغير الذي يمكن أن يوجد في الحالة الأحادية أو الثنائية أو الثلاثية و وفي كل من صفه الحالات كان التلازم بين السلوك الوراثي والسيتولوجي دقيقا و ولم يدع ذلك أي شك في أن الفروق النوعية بين الكروموسومات ، على حد تعبيسر بوفرى ، هي نتيجة الجينات المختلفة نوعيا والتي يوجد تلازم بينها وبين كروموسومات معينة ،

وقد اكتشفت ل • ف • مورجان فيما بعد سلالة من الدروسوفلا ميلانوجاستر تعطى ١٠٠٪ عدم انفصال • وكما كان الأمر مع الأفراد الشاذة في حالة بردجز ، ظهر أن الاناث تتلقى كلا الكروموسومين X من الأم

وتتلقى الذكور الكروموسوم X المفرد من الآب كما بين الفحص السيتولوجى لكروموسومات الأنثى التي بالتركيب XXX أن الكروموسومين X ملتحمان كل منهما بالآخر بالقرب من السنترومر مما ينتج عسنه ذهابهما دائما الى نفس القطب ومبين بالشكل (٤ ـ ١٠) نظام الوراثة في الحسشرات الملتحسة الكروموسومين X طبقا لما جرى عليه العرف في تسميتها و



شكل 2-1 ; وراثة كروموسومى X الملتحمين في المروسوفلا مينالالوجاسع مهينا التقال لون المين الأحمر ولون المين الأبيض \bullet

الارتباط والعبدور

المعدد الكروموسومي الأحادي في أي كائن عدد محدد , وهذا العدد في الدروسوفلا ميلانوجاستر أربعة • وباكتشاف أعداد متزايدة من الجينات

الطافرة ، أمكن ادراك الحقيقة بأن بعض هذه الجينات لابد أن تحتل مواقعها في نفس الكروموسوم وقد أعطى كل من هذه الجينات على حدة نسبا في الجيل الثانى تتفق مع المتوقع مندليا ، ولكن عند دراستها في أزواج أو مجموعات من ثلاثة أو أكثر أعطت نسبا في الجيل الثانى كثيرا ما ابتعدت عن الانعزالات العادية المتوقعة على أساس التوزيع العشوائي وكان بيتسون أول من اكتشف هذه النسب المنحرفة (١٩٠٥) في بسلة الزهور وقد ساد الاعتقاد في بادي الأمر أنها حالات شاذة ، ولكن عندماتأيدت في الكائنات الأخرى بدت البيانات لكثير من البيولوجيين كدليل على عدم صحة قوانين مندل والواقع أن القبول العام لنظرية الكروموسومات للوراثة قد تأخر ، بسبب هذه البيانات ، الى أن أوضح المستغلون بدراسة الدروسوفلا بقيادة مورجان (١٩١٠ – ١٩١٥) الارتباط والعبور، وبينوا تماما أنه بالرغم من أن قانون مندل للتوزيع العشوائي ليس خاطئا الا أنه ليس عام التطبيق كما كان يظن في وقت ما وأنه عندما يزيد عدد الجينات المعروفة على العدد الأحادي للكروموسومات فلا مفر من أن يظهر بعض هذه الجيئات ارتباطا فيما بينها أي انها تميل لأن تورث معا كمجموعة أكثر من أن تورث فرديا و

وقد أسست المجموعات الارتباطية في عدد من النباتات والحيوانات و وتعتبر المجموعات التي حددت في الدوسوفلا ميلانوجاستر والدرة والنيوروسبورا (فطر) أنها أكثرها كمالا • ولكن هناك مجموعات أخرى أقل استفاضة حددت في الطماطم والقمع وفي عدد من أجناس الدجاج والقوارض وفي الانسان •

الارتباط التام

قسرمسزى (pr) ومختسزل (vg) جينسان اوتوسسوميان متنحيان موجودان على الكروموسوم الثانى فى الدروسوفلا ميلانوجاستر وقد قسام بردجز بدراسة علاقاتهما الارتباطية وقد نتجت البيانات التالية من تلقيسع أنثى من الطراز البرى بالتركيب + + / + + بذكر يحمل كلا الجينسين الطافرين بحالة أصيلة بالتركيب vg / pr vg / pr vg (مأخوذة من صترتفانت وبيدل 19٣٩) •

 P ++ / + + Q × pr vg / pr vg
 البيران

 F₁ ++ / pr vg
 Q & & & &

 Itest cross
 pr vg / pr vg
 Q × F₁

 طراز بری
 (++)

 ۵۹ (++)
 طراز بری

 نسل التلقیح الاختباری
 قرمزی مختزل

 مختزل
 (+ vg)

 قرمزی
 (pr +)

 مختزل
 (pr +)

ملحوظة: علامة الأنشى ﴿ أو الذكر ﴿ وبحالة زوجية ﴿ ﴿ ﴿ ٥ ﴾ ٥ وَ لَمَ عَلَى الْجَمِعِ والتلقيحِ الاختبارى يشمل تلقيح الفرد المراد اختباره ، وفي هذه الحالة ﴿ ﴿ وَيعَيْنِ هَذَا الاختبار أَنُواعِ الجَامِيطَاتِ التي ينتجها الفرد الخليط ﴿ ويدل الحط الموضوع بين زوجي الاليلات على أن الاليلات التي فوق الحط تقع على كروموسوم والتي تحتب تقع على النظير الآخر ﴿

ولم يكن من بين مجموع الحشرات التى فحصت (١٠٧١) غير حشرات بالتركيب أو الاتحادات الأبوية للجينات أى أن الاتحادين + + و pr vg بقيا كما هما ولم يظهر أى انعزال فالارتباط فى هذه الحالة يكون تاما ٠

الارتباط غمر التمام

والحقيقة أن بيانات الارتباط التي وصفناها فيما سبق بيانات غير عادية , حيث أن الدروسوفلا واحدة من مجموعة كائنات تظهر جيناتها ارتباطا تاما في الجاميطات المذكرة ، لانه عند اعادة نفس التلقيع حيث لقحت اناث الجيل الأول اختباريا مع الذكور المتنحية الأصلية , نتجت البيانات التاليسة (مأخوذة من سترتفانت وبيدل ١٩٣٩) .

 P
 ++ / ++ و × pr vg / pr vg
 الأبوان

 F1
 ++ / pr vg
 و و & & & &

 Itest cross
 ++ / pr vg
 e × pr vg / pr vg

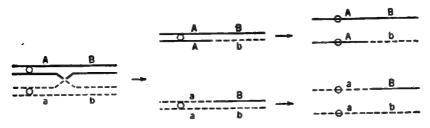
العدد	الطرز المظهرية	
1448	++	
1190	pr vg	نسل التلقيح
101	+ vg	الاختبارى
30/	pr +	
7779		المجمسوع

ففى نسل التلقيح الاختبارى نحصل على جبيع الطرز المظهرية الأربعية المكتبة ولكن يلاحظ أن الطرازين الأبسوين ++ و pr vg ويبدو آكثر عسدا من الاتحادين الجسديدين vg + و + rq ويبدو واضحا الانحراف عن التوزيع العشوائي وتحسب النسب المثوية للاتحادات المجديدة بجمع الطرز الجديدة والقسمة على المجموع الكلي المحموع الكلي ويهيىء العدد الناتج (١٠٥٧) مقياساً للبعد الوراثي الذي يفصل الجينين على الكروموسوم وفي حدود الخطأ التجريبي يجب أن نحصل على نفس النسبة المثوية اذا كانت السلالتان الأبويتان بالتركيب + و + pr + / pr + / pr | vg ما يدل على آن النسبة المثوية للاتحادات الجديدة لا تتأثر بالعلاقات المكانية للجينات على بالاتحادينالابويين الخاصين ولكنها تتأثر بالعلاقات المكانية للجينات على الكروموسوم فعث لاباستعمال الجينين بني wd ومنقوط pp + / pr على الكروموسوم فانه يعطى النسبة المثوية للاتحادات الجديدة oc v ونتيجة لذلك يعنى هذا وراثيا أن قرب هذين الجينين أحدهما من الآخر أشد من قسر v p 1 الى pv .

الآساس السيتولوجي للعبور

تعرف العملية التى تؤدى الى الارتباط غير التام بالعبـــور ويمثـل الاتحادان الأبويان للجينات الطرز اللاعبورية ، والاتحادات الجديدة للجينات الطرز العبورية •

وتهيئ دراسة الأحداث التي تجرى خلال الانقسام الميوزى حلا للأساس المادى لهذه الظاهرة ويجب أن نتذكر هنا كيف أن الكروموسومات النظيرة تتلاصق في الدور التمهيدي الميوزي أحدها بالآخر بطريقة تجعلهما متزاوجين على مدى طولهما مع ابتداء الدور الضام وفي الدور الانفراجي ، الذي يلى مباشرة ينفرج النظيران بعضهما عن بعض ولا يربط أحدهما بالآخر غير اتصالات عند بعض نقط معينة على مدى طولهما ، ونقط الاتصال هذه هي الكيازمات ومن المتفق عليه بصغة عامة أنها تمثل نقط العبور الوراثي ، وبعبارة أخرى يجب أن يمثل العبور تبادلا واقعيا بين المادة الكروماتينيسة للكروموسومات النظيرة وترى أيضا كل من الكروموسومات النظيرة في المحضرات النظيرة الكروماتيدتين ، ويمكن في المحضرات الواضحة للخلايا الميوزية أن نرى الكيازما لا تشمل الا اثنين فقط مسن الكروماتيدات الأربعة للوحدة الثنائية والعبور يقع اذا بين الكروماتيدات وليس بين الكروموسومات الكاملة وليس بين الكروموسومات الكاملة و



شسكل 3-11: عبوريني الجينين المرتبطين $B \circ A$ عنسد كل نقطسة يقسع بها عبور تتبادل كروميدتان من الكروميدات الأربعة الأجزاء بينهما \cdot ويمكن ادراك العبور سيتولوجيا على ميئة كيازما \cdot

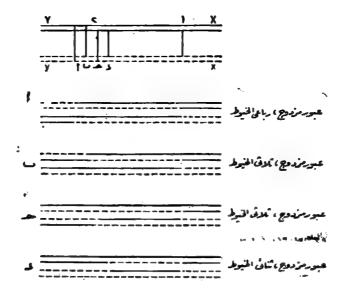
ويمثل الشكل (٤ ـ ١١) بطريقة بيانية التفسير السيتولوجي للعبور · وعلى أساس أسانيد مختلفة ، يمكن بيان أن الكيازما تمثل عبورا حدث بين كروماتيدتين غير شقيقتين ، حيث ان العبور الذي قديحدث بين الكروماتيدات الشقيقة المستردة كيازما · وتظل الكروماتيدات الشقيقة متلازمة على جانبي الكيازما الى الدور الانفصالي حتى تفترق الكروموسومات المتزاوجة · وتعطى الكروماتيدات التي لم يحدث بها تبادل نسلا لا عبوريا والتي وقع بها تبادل تعطى طرزا عبورية ·

وتزداد فرص حدوث ترتيبات جديدة بين مجموعات الجينات المرتبطة

مع وقوع آكثر من كيازما واحدة بين أى كروموسومين نظيرين ولكن من الواضح أنه لابد من حدوث كيازما (تبادل) بين أى جينين لكى يمسكن اكتشاف العبور بينهما ولا يتغير كثيرا عدد الكيازمات التى تحدث بين نظيرى زوج من الكروموسومات من خلية الى أخرى (فمثلا عدد الكيازمات فسى الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر يتراوح من صغر الى تفي الخلية) ويتوقف هذا العدد بصفة عامة على طول الكروموسوم ومع أن موضع الكيازمات قد يتغير كثيرا في بعض الأنواع الا أنه قد يكون ثابتا تقريبا في البعض الآخر .

ولهذا فانه توجد علاقة معينة بين الكيازمات المرئية سيتولوجياوحدوث العبور وحيث ان حدوث كيازما واحدة بين زوج من الكروموسومات النظيرة بؤدى بعسد اتسام الانقسام الميوزى الى تكوين كروماتيدتين لاعبوريتين وكروماتيدتين عبوريتين و وبتعبير آخر ، اذا فرض أنه في ٢٥ خلية ميوزية تتكون كيازما واحدة دائما في منطقة معينة واقعة بين جينين ، وعلى فرض أنه يمكن الحصول على جميع الكروماتيدات المائة الناتجة من هذه الخلايا , فان خمسين منها تكون عبورية والحمسين الأخرى غير عبورية وعلى ذلك فان تكوين الكيازمات بنسبة ١٠٠٪ يؤدى الى نسبة ٥٠٪ عبور وهي أعلى نسبة تكوين الكيازمات بنسبة بين جينين تحت الظروف التي وصفت و ففي حالة العلاقة الارتباطية و الا التي وصفت في عبور من معدل لتكوين الكيازما يعادل ٤٢٠٪

ومع ازدياد المسافة بين الجينين يزداد احتمال حدوث كيازمتين في المنطقة التي تفصلهما وعلى كل حال ، فان تكوين كيازمات عديدة بينجينين لا يغير من الحقيقة بأنه مهما كانت المسافة التي تفصلهما ، فان الحد الأعلى لقيمة العبور الذي يمكن ادراكه بين جينين لايزال ٥٠٪ وفي شكل (٤ - ١٢) مبين الأساس السيتولوجي لهذا التعليل الذي أمكن اثباته تجريبيا والمفروض في هذا الشكل أن العبور في المنطقة التي على اليمين (المنطقة ١) ثابت ويحدث دائما بين كروماتيدتين غير شقيقتين معينتين بينما العبور الثاني الى اليسار (المنطقة ٢) والمرموز له بالحرف أ ، ب ، ج ، د يمثل الطرق الأربع التي يمكن أن يحدث بها العبور بالنسبة للعبور الذي الى اليمين وهذه الطرق تشمل التوافيق الأربعة المكنة لحدوث العبور عشوائيا بين أي اثنتين من الكروماتيدات غير الشقيقة و ومبن الى اليمين من الشكل الكروماتيدات من الكروماتيدات



تسكل 3-17: عبور مزدوج بين جينسين Y, X وطرز الكروماتيدات الناتجدة عنه والمبور في المنطقة (١) على أنه عشوائي والحروف المبور في المنطقة (١) على أنه عشوائي والحروف 1-1 وبالنسبة للجينين اللذين يقع بينهما المبور وفي المكنة وبالنسبة للجينين اللذين يقع بينهما المبور وفي الكروماتيدات اللاعبورية تكون 1-1 العبورية المبور 1-1 المبور والمبور والمب

الناتجة • فاذا جمعنا الكروماتيدات الناتجة من كل هذه الطرق ، كل نوع على حدة ، أى اللاعبورية ثم الفردية العبور في المنطقة (١) ثم الفردية العبور في المنطقة (٢) ثم الزوجية العبور في المنطقةين (١ و ٢) فانه يتضح أن كلا منها تمثل أربع مرات ، وان الكروماتيدات العبورية ثلاثة أمثال الكروماتيدات اللاعبورية غير أنه فيما يتعلق بالعبور الذي يمكن اكتشافه وراثيايجبملاحظة أنارتباط الجينين ٢٠٪ ظمل سمليما في جميسع الكروماتيدات المزدوجة العبور وليس من المكن تمييزها من الطرز اللاعبورية وبذلك يبقى الحد الأعلى لقيمة العبور عند مستوى ٥٠٪ •

وقد يكون من المستحيل عمليا ، في تجربة واقعية ،استعادة الكروماتيدات الأربع الناتجة من خلية ميوزية واحدة • وهذا فيما عدا بعض النباتات الدنيئة مثل النيوروسبورا • وفي بيضات النباتات والحيوانات الراقية تبقى واحدة فقط • وفي الحيوانات تمر باقي الكروماتيدات الى الأجسمام

القطبية وتفقد • أما في النباتات فانها تتوزع بطرق شتى حسبما يتفسق وطريقة تكوين الكيس الجنيني • وفي الخلايا الميوزية في الذكر فان كل كروماتيدة تدخل اسبرما أو حبة لقاح • ولكن لا توجد طريقة تسمع باستعادة كروماتيدة معينة بصفة مؤكدة وعلى هذا فان نسبة العبور يجب تحديدها باستخدام طرق احصائية • غير أن الخبرة قد بينت أن هذه الطسرق يمكن الاعتماد عليها ويمكن اعادة تنفيذها دون اختلاف اذا ظلت المظروف البيئية ثابتة •

وفى بعض أنواع الفطر ، مشل الفطر الزقى نيواوسبورا فان جميسم الكروماتيدات ، الناتجة من خلية ميوزية واحدة ، يمكن استعادتها عن طريق فصل الأبواغ الزقية فى ترتيب متسلسل من الزق • ويمكن فى هذه الحالة اجراء اختبار مباشر للفروض التى وضعت نتيجة للدراسات وراثية فى الكائنات الأخرى • وفيما عدا بعض الاستثناءات البسيطة (وستبحث فيما بعد) فان هذه الفروض قد تأيدت •

الخرائط الوراثية

وقد أدى استمرار مورجان وسترتفانت ومولر وبردجز (١٩١٥) فى دراسة العبور فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ، والتى قدمت مبدئيا فى صورة مفصلة فى مجلدهم التاريخى ، نظام الوراثة المندلية ، الى سلسلة هامة من الفروض دعمت بقوة التوازى بين الجينات الرمزية من جهة وبين الكروموسومات المادية من جهة أخرى ، ومنذ ذلك الوقت قد تأيدت هذه الفروض التفسيرية تماما فى كائنات أخرى ،

القيود المحددة لمجموعات الارتباط

فرض ساتون (۱۹۰۲ ـ ۱۹۰۳) ، على أساس دراساته الخاصية وكذلك على أساس دراسات فان بندن وبوفرى ومونتجمرى ، أن العيدد الكروموسومى الجسمى أو الثنائى يتكون من مجموعتين من الكروموسومات كل منها تكون مجموعة أحادية ، واحداهما أمية المصدر والأخرى أبوبة ،

وكذلك بين بوفرى أن كل كروموسوم من المجموعة الأحادية مختلف نوعيا عن الآخرين في تأثيراته على التكوين • وبمعرفة أنه لابد للاليلين المختلفين لنفس الجين أن يظلا على الكروموسومين النظيرين حتى يتم التوافق بينها وبين النتائج المندلية المتوقعة للانعزال ، يمكن فرض أن الجينات المرتبطة يجب أن تقع في مجموعات لا يصبح أن يزيد عددها على العسسدد الأحادى للكروموسومات • وتعرف هذه القاعدة « بالحد العددى لمجموعات الارتباط ، • وقد وقعت الجينات المائة التي كانت تعرف في الدروسوفلا ميلانوجاستر في ذلك الوقت في أربع مجموعات ، دون زيادة ، مما يتفق مع العدد الأحادى للكروموسومات وهو أربعة أيضا • وبالرغم من أن عددا كبيرا من الجينات الاضافية قد اكتشفت في هذا النوع ، منذ ذلك الوقت ، فانها جميعا قد عينت مواضعها في نفس المجموعات الارتباطية الأربع •

وعدد المجموعات الارتباطية في النرة عشر ، وفي البسلة سبع ، والعدد الأحادي للكروموسومات في هذين النباتين هو عشرة وسبعة على الترتيب وقد اتضحت صحة نفس الشيء في النباتات والحيوانات الأخرى التي تعرف وراثيا معرفة جيدة ولم يزد عدد المجموعات الارتباطية في أي حالة عن العدد الأحادي للكروموسومات وصحيح أن بعض التأثيرات الوراثية المعينة يبدو أنه غير مرتبط بكروموسومات معينة معروفة (كالحالات التي نوقشت في الباب الثاني) ولكن هذه تأثيرات فردية وليست ظواهر مجمعة تتوارث بصورة ارتباطية و

الترتيب الطولي للجينات والمسافات الغريطية

استخلص مورجان من دراسته لبعض الجينات في الكروموسوم X الفرض بأن هذه الجينات تترتب طوليا ، ولكل منها مكان مخصص على المدى الطولى للخيط الكروموسومي (كرومونيما) • ويشغل أليل كل منها الموضع المقابل في الكروموسوم النظير • وقد نشأ هذا الفرض كنتيجسة طبيعية للملاحظات الآتية :

(١) أنه يمكن تقسيم الجينات العديدة في الدروسوفلا ميلانوجاستر الى أربع مجموعات ارتباطية تناظر الكروموسومات الأربعة في المجموعة الأحادية ٠

(۲) أن البرهان بأن الارتباط عندما لا يكون تاما فان ذلك يكون بنسبة معينة ثابتة يمكن تفسيرها على أنها دالة على العلاقة الموضعية الثابتة بين الجينات المرتبطة وقد ناقش رو في سنة ۱۸۸۳ وكورنز ودى فريز بعد ذلك امكان هذ الترتيب الطولى للوحدات الوراثية ولكنه كان من الضرورى للصياغة الرسمية للفرض ولامكان التنبؤ بموضع المواقع الجينية ، الحصول على البرهان الوراثي المرتبط بذلك وقد ابتدع سترتفانت (۱۹۱۵) اختبارا يمكن به تعيين الموضع والترتيب الطولى لجين ثالث بالنسبة لجينين آخرين على نفس الكروموسوم وبسبب استعمال ثلاثة جينات في نفس الوقت فقد عرف هذا الاختبار و بتلقيع النقط الثلاث »

فاذا فرض أن الترتيب التسلسل الصحيح لثلاثة جينات فرضية هو a b c وأن المسافات التي بينها تعلل عليها معدلات العبور التي تقع بينها ، فان التلقيح الاختباري $\frac{(a\ b\ c)}{a\ b\ c}$ مع المتنحى الثلاثي $\frac{(a\ b\ c)}{a\ b\ c}$ يمكن أن يعطى الطرز المظهرية المكنة الآتية مع تجميع كل طرازين مكملين معا •

+++ a b c	}	لا عبورية
+ b c a ++	}	مفسردة العبسور من النوع (١)
++ c a b +	}.	مفردة العبـور من النوع (٢)
+ b + a + c	}	مزدوجة العبور (١ و ٢ مما)

وعلى أساس نظام العبور الذي بيناه آنفا ، فانه ينتظر أن تكون المجموعة اللاعبورية هي أكثرها عددا ، وينشأ العبور المفرد من النوع (١) من تبادل بين الكروماتيدات في المنطقة المحصورة بين الجينين b,a والعبور المفرد من النوع (٢) من تبادل في المنطقة بين الجينين c,b وتتوقف نسبة كل من نوعي العبور المفرد ، بصفة عامة على المسافة الطولية b,a وكذلك بين c,b وتحتوى مجموعة العبور المزدوج على أقل عدد من الأفراد وهذا ناتج من الحقيقة بأن وقوع العبور بين أي جينين هو دالة احصائية للمسافة بينهما ، كما يكون

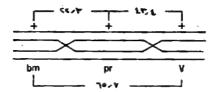
حدوث العبور فى نفس الوقت فى منطقتين متجاورتين معادلا لحاصل ضرب احتمالى العبور المفرد فى كل من المنطقتين ولهذا يكون أقل من كل منهما •

وتوضح تجربة أجريت فى الذرة طريقة استخدام تلقيع النقط الثلاث فالجينات « بنى العرق الوسطى (bm) » وأحمر الاليرون (pr) وبادرة (V) مصفرة تقع جميعا على الكروموسوم الحامس ، وكانت البيانات التى نتجت من الدراسات الارتباطية لها كما يلى (امرسون وبيدل وفريزر ١٩٣٥) •

ويمكن من المجموعات المذكورة عاليه والتي يتكون كل منها من طرازين مكملين استخلاص حقائق معينة بكل سهولة • فالطرازان اللاعبوريان محما بالطبع اللذان يحتفظان بالاتحادين الجينيين الأبويين الأصليين • كما يمكن

11.1

تمييز طرازى العبور المزدوج لأنهما يكونان أقلها تكرارا · والمجموعة الأخيرة تهيىء معلومات عن الترتيب الطول للجينات الثلاثة ، حيث انه بالنسبة للجينين v, bm واليله السائد كما هو مبين بالشكل ٤ ـ ١٣٠ ·



شكل ٤ _ ١٣ : خريطة ارتباط للمنطقة bm pr v من الكروموسوم الخامس في المذرة ، تبين ترتيب الجينات والطول الخريطي الكل بينها .

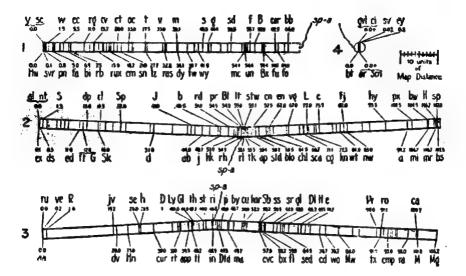
وعلى ذلك يكون ترتيب الجينات الشلائة هو bmprv ويؤلف الطرازان الباقيان طرازى العبور المفرد فأحدهما يمثل الفئة التي حدث فيها العبوريين pr, bm والثانية التي حدث فيها العبوريين pr, bm

وعند حساب المسافة الوراثية بين جينين فانه يجب أن تؤخذ في الاعتبار جميع التبادلات التي تحدث في منطقة معينة و فالمسافة بين pr, bm .

ليست ١٤٥٥ بل هي ١٤٥٥ + ٨٥٧ = ٣٢٧٣ و وبعبارة أخبري لا تمثل نسبة العبور المفرد في المنطقة pr - pr النسبة الكلية للتبادل ويجب اضافة نسبة العبور المزدوج التي تمثل عبورا في المنطقة pr - pr هي اليها أيضا و وبالمثل فان النسبة الكلية للعبور في المنطقة pr - qr هي ١٢٥٣ + ٨٥٧ = ٤٣٣٤ والشكل (٤ ـ ٣١) يعطى الحريطة الوراثية التي شكلت من هذه البيانات ، فالمسافة الكلية بين v, bm هي ٧٠٥٢ حيث انه يمكن جمع الوحدات الحريطية تسلسليا للدلالة على المسافة الوراثية و

ومن ثم نضيف كلمة تفسيرية أخرى فيما يتعلق بهذه الخريطة • يبعد الجين bm مسافة ٣٢٦٣ « وحدة خريطية » عن pr (اتفق عرفيا على تعريف الوحدة الخريطية على أنها المسافة الطولية على الكروموسوم التي يحدث على مداها عبور واحد في المتوسط في كل مائة جاميطة) • وفي تجربة الذرة التي وصفت أعلاه أظهر ٣٢٦٣ من كل ١٠٠ جاميطة عبورا في المسافة بين

pr, bm فنسب العبور مترادفة مع الوحدات الخريطية ويمكن تبادل استعمالها على شرط أن يؤخذ فى الاعتبار العبور المزدوج و وتفسير نسبة العبور على الستوى السيتولوجى بما يقابلهما من نسبة للكيازما ، يعنى أن فى كل ماثة خلية ميوزية تظهر ٢٠٤٦ منها كيازما بين نظيرى الكروموسوم الخامس فى المسافة بين pr, bm ■



شكل ٤ ــ ١٤ : خرائط الارتباط لكروموسومات المجبوعة الاحادية الأربعة في الدروسوفلا ميلانوجاستر • تشير الأرقام الى المسافات الحريطية من الطرف الأيسر لكل كروموسوم كمـــا حسبت من النسبة المثوية للاتحادات الجديدة •

\$40°

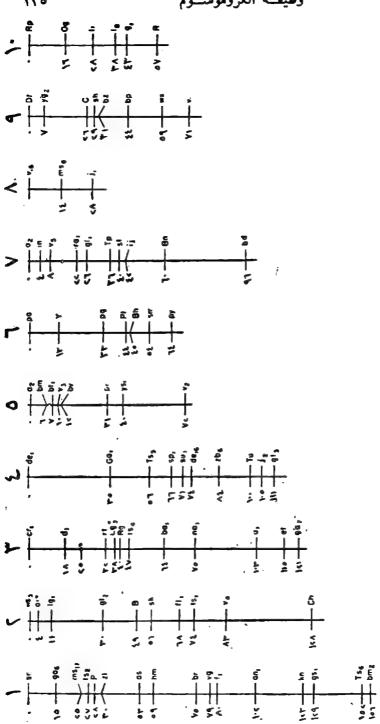
وبتراكم البيانات الوراثية عن نسب العبور أمكن تشكيل خرائط وراثية اوكروموسومية حدد فيها بكل دقة الترتيب التسلسلي للجينات والأبعباد الوراثية بينها • ومبين بالشكلين ٤ ـ ١٥ و ٤ ـ ١٥ الخرائط الوراثيسة للدروسوفلا ميلانوجاستر والذرة ، على الترتيب • وبالاضسافة الى أسسم الطافر ورمزه المختصر يشار الى كل جين أو موقع بعدد نحصل عليه من جمع كل قيم العبور المعرفة في المسافات التي على يساره ، فالجين غير « منتظم العديسسات » (fa) مشلا على الكروموسسوم على الدروسسوفلا ميلانوجاستر يقع عند الموقع • ٣٠٠ وحيث أن أصغر على يقعع في أقصى

الطرف الى اليسار من الكروموسوم X فقد أعطى الرقم ($^{\circ}$) وحيث انه بين اصغر (y) وابيخ (w)) نسبة عبور (v) ثم بين ابيخ w وغير منتظم العديسات v عبورا بنسبة مماثلة وعلى ذلك فان غير منتظم العديسات v يقع على بعد v وحدات خريطية من النهاية اليسرى للكروموسوم v v

وبالطبع لا يتيسر وضع تخطيط خريطي الالمناطق الكروموسومات التي بها جينات طافرة يمكن ادراكها ٠ كما أنه قد وجد أنه كلما قصر البعه الخريطى بين جينين زادت الدقة التي يمكن بها تحديد موضعهما • ويرجع السبب في ذلك الى الحقيقة في أنه اذا زاد البعد بين الجينين أكثر من ١٠ _ ٢٠ وحدة خريطية ، فإن العبور المزدوج يكون محتمل الوقوع ، الأمر الذي يؤدى الى اعطاء نسب عبور خاطئة حتما اذا لم يؤخذ في الاعتبار العبور المزدوج وعلى ذلك فانه يمكن باضافة المسافات القصيرة المتتابعة وضم خريطة للكروموسوم أكثر دقة من وضعها عن طريق استخدام جينات تفصلها أبعاد واسعة على الكروموسوم • ومن المهم في هذه الناحية مقارنة الخرائط الوراثية للدروسوفلا ميلانوجاستر لسنة ١٩١٥ بخرائط الوقت الحاضر وبسبب أن اكتشاف الجينات الطافرة في الكروموسوم X أسهل منها في الأتوسومات فأن الحد الاعلى للطول الوراثي للكروموسيوم X قيل تحدد بسرعة ولم يزد سوى ٥ر٠ وحدة أضيفت الى طوله منذ ١٩١٥ (٥ر٥٥ سنة ١٩١٥ في مقابل ١٦٦٠ الآن) • في حين أن الكروموسوم الثاني قد زاد طوله الخريطي من ١٠٧٦ الى ١٠٧٠ كما أعطى لكثير من الجينـــات مثل أسود (b) وقرمزى (pr) وفرميليون ومنحنى الجناح أرقام جديدة حيث قد اكتشفت جينات اضافية ضمت الى هذه المجموعة الارتباطية •

التداخل

اذا فرض أن ثلاثة جينات b-c , a-b مرتبطة وبالترتيب المذكورعلى كروموسوم معين فانه من المكن نظريا التنبؤ بنسبة العبور المزدوج اذا عرف الطول الحريطى للمسافتين b-c , a-b فاذا فرضنا أن طول المسافة a-b هو 10 وحدة خريطية ، فان نسبة العبور المزدوج هي عبارة عن الاحتمال لحدوث عبور مفرد



3 عل وجه التاكيد . والجينات الموسومة بنجمة تحديد مواقعها تقريبي . شكل ٤ _ ١٥ : خرائط الارتباط لكروموسومات المجموعة الأحادية المشرة في المذرة ، وقد أشير الى السنتروميرات بموائر فقط في الحالات التي عرفت

فى نفس الوقت فى كل من المنطقتين · وهذا الاحتمال يساوى ١٠٪ × ١٥٪ أى ١٥(١٪ وذلك على فرض أن كلا من العبوريين المفردين لا يؤثر أحدهما على الآخر أى ان حدوث كل منهما مستقل عن الآخر ·

الا أن دراسات العبور كشفت عن أن العبور في المناطق المتجاورة لا يحدث الواحد منها مستقلا عن الآخرين وأن العبور الذي يحدث مثلا في المسافة a-b يميل الى كبت العبورات التي تحدث في المنطقة b ، ومن أجل هذا تكون النتيجة اقلال نسبة العبور المزدوج وقد سمى مولر هذه الظاهرة ، وهو أول من اكتشفها ، وبالتداخل و ويمكن تعريف التداخل على أنه دميل كل عبور الى التأثير بالاقلال في حدوث عبور آخر في جيرته » و ويزداد التداخل شدة كلما ازداد قصر المسافات بين الجينات المتتابعة و وتتناقص شدته كلما ازداد طول هذه المسافات و والمثلان التاليان يوضحان هذا الأثر و

تقع الجينات أصفر (٧) وأبيض (٣) وملتقى عروق ثنائي (bi) على الكروموسوم في الدروسوفلا ميلانوجاستر في الموقع ٥٠٠ ثم ١٥٥ ثم ١٥٥ على على الترتيب وعلى ذلك تكون المسافة ٣-٧ ٥١٥ وحدة ، والمسافة ٢-٧ ٤٠٥ وحدة ، والمسافة ٢-٧ ٤٠٥ أو المسافة تعبير النقط الثلاث لا نجد أفرادا تمثل العبور المفرد في المسافة ٣-٧ أو المسافة ألا-٧. وصحيح طبعا أن نسبة العبور المفرد في المسافة ٣-٧ أو المسافة ألا-٧. وصحيح طبعا أن القصيرة ، غير أنه اذا ربينا نسلا كبيرا فانه يمكن اكتشافها ويدل علم المصول على شيء منها على الحقيقة بأن التداخل تام وقد أظهرت الحبرة أن التداخل في المدروسوفلا ميلانوجاستر ، يكون تاما داخل المسافات الحريطية التي بطول ١٠ وحدات أو أقل في نفس الذراع ، وأن تأثيره يختفي عندما يصل طول المسافات الى ٤٥ وحدة أو آكثر ٠ كما أنه لا يوجد تداخل عبر السنترومير ٠ فكل من ذراعي الكروموسوم مستقل عن الآخر فيما يتملق بهذه الظاهرة ٠

وتوضح بيانات العبور التي سبق ذكرها في الذرة ، التداخل الجزئي ٠ فالبعدان الخريطيان للمسافتينpr-v, bm-pr-y و ٤٣٦٤ وحدة على الترتيب ٠ فتكون النسبة المتوقعة للعبور المزدوج ، على أساس الحدوث المستقل هي ٧٩٩٪ أي ٣٩٢٣٪ × ٤٣٣٤٪ ٠ غير أن ٨٧٨./. فقط من العبور

المزدوج هي النسبة التي ظهرت في نسل التلقيح الاختباري و ولكي يعبر عن درجة التداخل وضع مولر الاصطلاح « التوافق » وهو مقياس عكسي للتداخل في معامل التوافق وهو يساوي واحد ناقص التداخل (وذلك في حالة التعبير عن الأخير بكسر عشرى) يمكن حسابه بقسمة النسبة الواقعية للعبور المزدوج على النسبة النظرية (المتوقعة) • وفي التجربة السالفة يكون معامل التوافق = $\frac{NcV}{Vol}$ = \$ 0.0 وعليه فقد ظهر 0.0 فقط من العبور المزدوج المتوقع مما يدل على وجود تداخل جزئي قيمته 0.0 أن العبور المزدوج المتوقع مما يدل على وجود تداخل جزئي قيمته 0.0

البراهين السيتولوجية للعبور

حيث ان الجيناتِ توجد في الكروموسومات فان الأوجه المختلفة المتعلقة بالترتيب الجيني والعبور لابد وأن تنعكس صورها المادية في تركيب وسلوك الكروموسومات • وستبحث بعض هذه الأوجه بالتفصيل في أبواب قادمة ، والبعض الآخر مما يعتبر ضروريا لفهم الأساس الكروموسومي للوراثة سنتناوله في هذا الجزء من الباب •

ونعدد هنا الحقائق التى أرسيت عن طريق التدليل الوراثى والتى يمكن أن تتصل الى حد ما بالكروموسومات نفسها وهى : (١) الترتيب الطولى للجينات • (٢) الارتباط التام فى بعض صور الكائنات مثل الذكور فى أنواع الدروسوفلا • (٣) الارتباط الجزئى أو العبور بين الكروموسومات النظيرة • (٤) تحديد العبور بين أى جينين بنسبة •٥٪ • (٥) التداخل •

التميز الطولي للكروموسوم

الحقيقة في أن الدليل الوراثي يبين أن الجينات تترتب تسلسليا في الكروموسومات لا تستدعى أن تتضمن أن الكروموسومات يجب أن تعرض تميزا طوليا مماثلا ذا طبيعة مورفولوجية مرئية • فالجينات ذات أبعاد تحت مجهرية وليس هناك ما يؤكد أنها يوما ستعرف كوحدات مميزة مورفولوجية وذلك حتى باستخدام أعظم قوى الاظهار للمجهر الالكتروني •

الا أن الكروموسومات تحتوى على فروق مورفولوجية ثابتة من حيث الموضع والحجم وتستخدم هذه الفروق كعلامات ميزة يمكن بوساطتها تعريف أجزاء الكروموسوم الفردى بكل ثقة ومع أن هذا الموضوع سنبحثه بافاضة فيما بعد ، فأن الترتيب الطولى لمناطق مميزة يمكن أن ترى فى أحسن صورها فى طراز التقليم الذى تعرضه الكروموسومات العملاقية فى الفدد اللعابية لبعض الأنواع المعينة من ذات الجناحين ، والتى تتضمن الأنواع التى فى الجنس دروسوفلا (انظر الباب ٥) * كما أمكن أيضا ، باستعمال الوسائل المناسبة ، بيان أن بعض الجينات المعينة يرتبط ببعض الشرائط (أو الأقراص) المعينة المهيزة بوضوح * ويمكن من هذا الحكم بأن الاعتقاد الوراثى بثبات ترتيب الجينات فى نمط تسلسلى يتأيد بوجود مميزات مورفولوجية للكروموسومات *

الاساس السيتولوجي للادتباط التام

يعتبر ذكر العروسوفلا وأنثى دودة الحرير أمثلة للكائنات التى لا يقع بخلاياها الميوزية عبور وكلاهما مختلف الجاميطات أى ان كلا منهما ينتج نوعين من الجاميطات ، اسبرمات تحسمل X أو Y فى حالة ذكسر العروسوفلا ، وبيضات تحمل X أو Y فى حالة أنثى دودة الحسرير (يشار غالبا الى الكروموسومين X, X فى الأنواع التى فيها الأنثى مختلفة الجاميطات بالكروموسومين X, X على الترتيب X

ويمكن بسهولة تعليل عدم حدوث عبور بين الكروموسين X, X حيث ان هذين الكروموسومين في الدروسوفلا متناظران جزئياً فقط ممايجعل الفرصة للتزاوج بين النظيرين ، والغى يسبق العبور ، ضئيلة أو معدومة ، ولكن لابد أن نجد أساسا آخر لتعليل عدم حدوث العبور بين الاوتوسومات ونحن نعرف أن كروموسومي كل منها نظيران ، والتعليل العسسادي هو فرض عدم تكوين كيازمات بين الأزواج المتناظرة في الخلايا الأميسة للاسبرمات ، ولكن من جهة أخرى قد دلت الدراسات السيتولوجية للخلايا الأمية للاسبرمات في الدروسوفلا ميلانوجاستر على وجود كيازمات تصل الكروموسومات النظيرة للاتوسومات في الدور الاستوائي (كوبر ١٩٤٩) ، وذلك يعني شيئا من اثنين ، اما أن الكيازمات ليست جميعا تتصل بالعبور وذلك يعني شيئا من اثنين ، اما أن الكيازمات ليست جميعا تتصل بالعبور

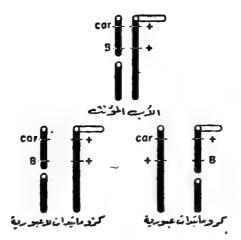
واما أن هناك ظروفا أخرى للتزاوج يمكن أن تعطى تشكيلات كروموسومية تشبه الكيازما • وسيبحث هذا الموضوع الهام الذى يتصل مباشرة بنظام حدوث العبور بتحقيق تام في الباب الثامن •

الاساس السيتولوجي للعبور

بحثنا من قبل في هذا الباب الأساس السيتولوجي للعبور ، وقد أشرنا الى أن الكيازما التي تبدأ رؤيتها في أوائل الدور الانفسراجي تعد وسيلة سهلة لانتقال الجينات من أحد الكروموسومين النظيرين الى الآخر ، فعن طريق حدوث تبادل بين المادة الكروماتينية تنتقل جميع الجينات المستطرفة للكيازما تبادليا بين الكروماتيدات غير الشقيقة ومن ذلك يظهر أن العبور لا يشمل جينات مفردة بل كتلا من الجينات ، وقد تأكلت صحة هذا الفرض الوراثي عن طريق استخدام كروموسومات نظيرة غير متكافئة القبكل تسبيع بربط السلوك الكروموسومي بفصم الارتباط نتيجة للعبور ، وقد هيأ سترن (١٩٣١) مستعملا الدروسوفلا ميلانوجاستر وماكلنتوك وكرايتون (١٩٣١) مستعملين الذرة البرهان التجريبي لذلك ،

ومبين بالشكل (٤ – ١٦) تجربة سترن , فالأب المذكر في تلقيحه التجريبي يحمل هيئة كروموسومية عادية والكروموسوم X الذي بها موسوم بالجين المتنحى للون العين القرنفلي (car) والأليل العادى $^{\rm B}_{+}$ للجين السائد عودى (B) الذي يتسبب في ضيق العين $^{\rm c}$ أما الأنثى فقد أخذت من تلقيح بين سلالتين , احداهما تحتوى كروموسوم X متصلا بطرفه جزء كبير من الكروموسوم Y (انتقال) $^{\rm c}$ ويحمل كروموسوم X المتغير الأليلين الماديين لقرنفل X وعدودى X وعدودى X وفي السلالة الأخرى يوجد كروموسوم X منقسمالي جزءين منفصلين ويحمل الجزء الذي الكروموسوم المبينين X مق X عن قد انتقل الى الكروموسوم الرابع الصغير والأفراد في كلتا السلالتين تأمة الحيوية X وعند تهجينها تعطى اناثا خليطة للموقعين المذكورين X وتحتوى كذلك على نوعين من الكروموسوم X يمكن تمييز كل منهما مورفولوجيا عن الآخر وكذلك عن كروموسوم X العادى , الذي تستمده اناث الجيل الأول من الأب X

ويمكن أن تعطى الأم الخليطة بيضات عبورية وأخرى لا عبورية واذا



شكل ٤ ـ ١٦ : بيان تخطيطي للنموذج الذي اتبعه سترن (١٩٣١)ليبين أن المبور يشمل تبادلا للكروماتين بين كروموسومين نظيرين • ففي الأب المؤنث عثل أحد كروموسومي كلا بقطعتين منفسستين • القطعة العليا تحمل السنترومير الخاص بها (الدائرة غير المطموسة) والقطعة السفل تحمل سنترومير الكروموسوم الرابع نتيجة الانتقال وكروموسوم للا الأخر في الاب المؤنث يمكن أيضا تمييزه من الحقيقة بأنه يحمل ذراعا من الكروموسوم لا (تخطيط خارجي بالرسم) بالجزء الأسفل مبين الكراوماتيدات اللاعبورية والتركيب الورائي لكل منها •

ما أخصبت باسبرمات بها الكروموسوم X الذي يحمىل الجينسين المتنحيين $^{\rm R}$ و $^{\rm R}$ يتكون أربعة طرز من الاناث في النسسل (وقد أهملت الذكور) و فالطرازان اللاعبوريان يكونان مظهريا طرازا قرنفليا عوديا وطرازا بريا على الترتيب وطبقا للتحليل السيتولوجي يجب أن يحتوى الطراز الأول على نصفي الكروموسوم X والشاني على الكروموسوم X المتصل به جزء من الكروموسوم X وبالطبع يجب الى جانب ذلك $^{\rm R}$ أن يحتوى كلاهما على كروموسوم X عادي ويكون الطرازان العبوريان قرنفليا مستديرا أو أحمر عوديا ويجب أن يحتوى الأول على كروموسوم X عادي الشكل وأن يحتوى الثاني على كروموسوم X عادي الشكل وأن يحتوى الثاني على كروموسوم X عادي الكروموسوم X ويتصل بأحد النصفين جزء الكروموسوم X وقد قام سترن بدراسة X من اناث الجيل الأول العبورية واللاعبورية وفيها جميعا ما عدا خمسا (لم تفسر) , وجد توافق تام بين الحقائق الوراثية والسيتولوجية و

فالعبور ، على هذا الأساس ، يصحبه تبادل بين المادة الكروماتينية ولكن هل تعتبر جميع الكيازمات نتيجة سيتولوجية للعبور ؟ وتنبىء الدراسات السيتولوجية التى أجريت على الكروموسوم التاسع فى الذرة (بيدل ١٩٣٢) بالرد على السؤال بالايجاب والتى بين فيها أن منطقة ، يعرف أنها تعطى عبورا مقداره ١٢٪ ، وجد أنها تعرض نسبة لتكوين الكيازمات تعادل ٢٠٪ ، وهذا توافق جيد مع النسبة المتوقعة ٢٤٪ والمحسوبة على أساس أن تكوين الكيازمات على بنسبة ١٠٠٪ يقابله نسبة للعبور ٥٠٪ ، وكثيرا ما تذكرهنه البيانات على أنها دليل حاسم يؤيد النظرية بأن الكيازمات تمثل العبور فقط ولكن نظرا لعدم التحقق من مواقع الكيازمات فى الذرة بالنسبة للمناطق المحددة تماما ، وكذلك بالنسبة الى ما وجد فى ذكور الدروسوفلافيمايتعلق بتكوينالكيازمات دون حدوث عبور (كوبر ١٩٤٩) ، فانه لا يمكن اعتبار الموضوع قد حل حلا مرضيا ، الا أن الدراسة المستفيضة التى أجراها براون وزوهارى (١٩٥٥) فى لبليم فورموزانم تؤيد الراى بأن علاقة الكيازما بالعبور هى التسبة ١ كير ، في لبليم فورموزانم تؤيد الراى بأن علاقة الكيازما بالعبور هى التسبة ١ كير ، وذلك حتى مم تغيير الظروف البيئية والسيتولوجية الى حد كبير ،

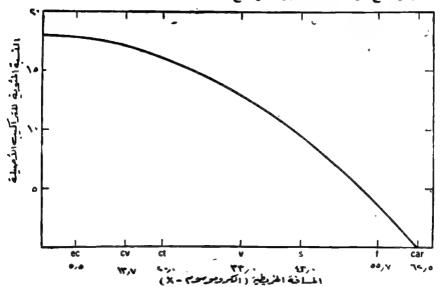
برهان لاثبات أن المبور يقع بين اثنين فقط من الكروماتيدات الأدبع

تنبی المشاهدات التی تدل علی آن نسبة العبور بین آی جینین نادرا ما تزید عن ٥٠٪ بغض النظر عن البعد بینهما بأن العبور یشمل کروماتیدتین فقط من الکروماتیدات الأربع (الحالات الشاذة التی یزید العبور فیها عن ٥٠٪ ستبحث فی الباب الثامن) ٠ وقد أقام اندرسون (١٩٢٥) البرهان علی ذلك عن طریق استعمال سلالة من الدروسوفلا ملتحمة الکروموسومین X. والانات فی صده السلالة بالترکیب X کسا هو مبین بالشسکل (٤ ـ ١٠) ٠ وباستعمال وسائل مناسبة أمکن الحصول علی آنات خلیطة لجینات معینة خاصة بالکروموسوم X وعند تلقیع هذه الاناث آلی ذکر نجد آن نسبة مثویة معینة من النسل تکون متنحیة أصیلة وتتوقف هسته النسبة علی موقع الجین علی الکروموسوم (شکل ٤ ـ ۱۷) فکان حوالی ۲۰٪ من النسل الناتج من آنثی X خلیطة للجین آصغر Y مشلا التربیة بیان آن الربع (۲۰٪ من المجموع الکلی) آصیل الطراز البری والباقی خلیط للاصفر Y وانه لیتعنر تفسیر هذه النتائج علی آساس آخر صوی آن خلیط للاصفر Y وانه لیتعنر تفسیر هذه النتائج علی آساس آخر صوی آن

العبور يجرى عندما تكون الخيوط رباعية وأنه يقع بين اثنتين فقسط من الكروماتيدات الأربع • وتدعم هذا الاستخلاص أيضا المساهدات السيتولوجية التي تبين أن الكيازما في الدور الانفراجي المبكر تشمل اثنتين فقسط من الكروماتيدات الأربع •

الكيازمات والتداخل

تدل ظاهرة التداخل على وجود حد أدنى لطول الجزء من الكروموسوم الذي يمتنع فيه حدوث عبور مزدوج •



شكل ٤ ــ ١٧ : النسبة المتوية لحدوث التماثل للاليلين المتنحيين في نسل أمهات منتحمة للكروموسومين 🛣 كانت خليطة للاليلين ٠

وهده المسافة في الكروموسوم كلف في الدروسوفلا ميلانوجاستر تشمل ١٠ وحدات خريطية تقريبا ٠ كما يختفي التداخل تماما اذا زادت المسافة على ٤٥ وحدة خريطية ٠ ويبدو أن هناك طولا متوسطا من الكروماتين يفصل أي عبورين ٠ ونحصل على صورة مشابهة عند دراسة توزيع الكيازمات التي تقع بين الكروموسومات المتناظرة ، فاننا نجد أن الكيازمات في حالة وجود أكثر من كيازما في الوحدة الثنائية تتوزع على طول الوحدة الثنائية ولم تظهر في أية حالة من الحالات أنها تتزاحم ٠ وعلى هذا فان البيسانات السيتولوجية تتفق من هذه الوجهة مع الرأى الوراثي عن التداخل ٠

الباب الخامس

التركيب البنائى للكرومويوم

أهمية الكروموسوم فى الوراثة جعلت البحث عن المعلومات التفصيلية المخاصة بتركيبه البنائى وسلوكه من الأمور الحتمية وحتى مع غض النظر عن أى اعتبارات وراثية ، فأن الصورة المرثية والمناورات المعقدة للكروموسوم أثناء الانقسام الخلوى قد أبرزت موضوعات عديدة شائقة ذات أهمية أصيلة ونتيجة لذلك أصبح الكروموسوم ، دون شك ، أكثر المكونات التركيبية فى الخلية التى فحصت بدقة وغير انه بالرغم من هذا الالتفات الذى ركز على الكروموسوم فأن كثيرا من الأسئلة مازالت دون جواب ومن بينها أسئلة تتعلق بتركيبه البنائى وفسيولوجيته وميكانيكيته وهى أسئلة لابد من الاجابة عليها قبل أن نفهم وظيفة الكروموسوم وأهميته الكاملة فى أيض الخلية فضلا عن دوره الخاص فى الوراثة و

ولذا فانه مما يستحق التنويه به ، أنه في السنين الاخيرة أخذ علماء الكيمياء والفيزياء في الاهتمام بدرجة كبيرة بالموضوعات السيتولوجية ، واذا كانت النتائج التي حصلنا عليها بالفعل تمثل ما يمكن أن نحصل عليه عن طريق الوسائل الكيميائية الحيوية والكيميائية الفيزيائية فانه يمكن التنبؤ في ثقة أن المستقبل سيكشف كثيرا من الأشياء الهامة ولربما كما ذكر شريدر (١٩٤٨) تكون بدء عهد جديد للتفكر البيولوجي ،

فالمفروض أن الخلية والكروموسوم هي أنظمة تحكمها قوانين الفيزياء والكيمياء ، وأن الاجسام المجهرية المرثية وتحركات المكونات الحلوية ما هي الا شواهد ذات مستوى أعلى من التشكيلات والقوى والتفاعلات الجزيئية ، غير أن هذه الاعتبارات لا تقلل بحال من الأحوال من أهمية الدراسات المورفولوجية حيث انها تهيىء الأساس الذي يجب أن تستند اليه أي تفاصيل تحت مجهرية التركيب البنائي والوظيفة ،

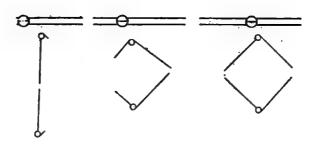
وعند مناقشة الوصف المورفولوجى للكروموسوم فاننا سنشيبير أساسيا الى المعلومات التى حصلت عن طريق المجهر الضوئى الذى يعتبر أساسيا في يد باحث السيتولوجيا أداة وصفية • أما التركيب البنائي الكيميائي فسيناقش في باب قادم •

المورفولوجيا العامة للكروموسوم

شكل الكروموسوم

من المعتاد أن تقارن أشكال الكروموسومات عن طريق وصفها الخارجي كما ترى في الدور الاستوائي أو الدور الانفصالي وفي هذين الدورين تكون الكروموسومات قد وصلت الى أقصى درجة لها في الانكماش وتتخذ طولا يبقى تحت الظروف البيئية العادية ثابتا من خلية الى أخرى بدرجة ملحوظة وكذلك فان المميزات الشكلية تبقى ثابتة بنفس الدرجة مما جعلها تستخدم في تمييز الكروموسومات المختلفة داخل الأنواع وبينها و

 الكروموسومات جينات واسعة من النوع الذي يتسبب في تغيير المظهر في حالة فقده فانه يمكن تتبع سلوك عنه الكروموسومات بوسائل وراثية الى جانب الوسائل السيتولوجية •



شكل ه ـ ١ : تمثيل تخطيطي للكروموسومات من شكل (I, V, J) كما تبدو في الدور الانفصالي للانقسام الميتوزي \cdot

ورغم أنه من المعتاد اعتبار الكروموسومات العصوية الشكل ، كالتي نحدما في يعض أنواع النطاط ، على أنها تحمل سنتروميرا طرفيا ، فانهناك دواعي قوية للاعتقاد بأن معظم الكروموسومات العادية ذات الشكل العصوى ذات ذراعين حيث تكون الذراع القصيرة ضئيلة جدا • والمعروف أن هـــذا صحيح بالنسبة للكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر الذي ظل وقتا طويلا يظن انه طرفي السنترومير أي انه يملك سنتروميرا طرفيا ٠ والمعتقد أن الكروموسومات الطرفية السنترومير التى تنشأ من الانقسام العرضى للسنترومير تكون غير مستقرة نظرا للطريقة الشاذة التي ينقسم بها السنترومر ، وقد أطلق دارلنجتون (١٩٣٩ ، ١٩٤٠) عليها اسم « الانقسام الخاطئ للسنترومير » وهي عملية تؤدى الى تكوين كروموسوم متماثل النراعين أي ان ذراعيه تكونان متساويتين ومتماثلتين وراثيا • وقد درست حالة في الذرة من هذا النوع دراسة مستفيضة (رودز ١٩٣٦ و ١٩٤٠) كان فيها الكروموسوم الطرفي السنترومير هو الكروموسومالخامس الكروموسوم الذي يتكون فقط من النراع القصيرة تجرى به تغيرات تركيبية كما يفقد في خلايا الأنسجة الجسمية • أما في الأنسبجة التوالدية فسأن الكروموسومات الشاذة قد تدرك على أنها كروموسومات متماثلة الذراعين استنادا الى الحقيقة في أن ذراعيه تتزاوج كل منها مع الأخرى • وتميل مثل

هذه الكروموسومات تحت الظروف الطبيعية الى الاندثار بسبب سلوكها الشاذ في الانقسام الميتوزي وفي الانقسام الميوزي •

غير أن كليفلند قد بين بجلاء (١٩٤٩) أن الكروموسومات الطرفية السنترومير توجد طبيعيا في أنواع معينة من البروتوزوا كاملة الأسواط (شكل ٣ – ٣ و ٣ – ٤) • ومن المكن أن يعزى استقرارها غير المشكوك فيه الى اتصالها المستمر تقريبا بالسنتريولات • فاذا كانت هذه الكروموسومات تكاثر نفسها طبيعيا عندما تكون متصلة بالسنتريولات ، وهى حالة غير موجودة في الكائنات الأخرى التي تتصل فيها الكروموسومات بالمفسيل في الدورين الاستوائي والانفصالي فقط ، فان هذا يدل على وجود وسيلة يمكنها أن تمنع حدوث الانقسام الخاطئ للسنترومير •حيث أن مستوى انقسام السنتريولات التي استطالت •

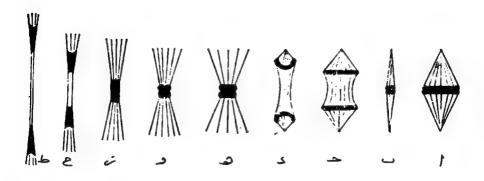
والكروموسومات الصغيرة جدا ، التي يتراوح طولها من ١ ــ ٣ميكرون قد تظهر مستطيلة في الأدوار الاستوائية للانقسام الميتوزى وبها اختنساق سنتروميرى واضح ولكنها تبدو كنقط في الخلايا الميوزية • ويمكن افتراض أن الانكماش في هذه الكروموسومات يصل الى درجة كبيرة مما يتسسبب عنه اختفاء السنترومير في جسم الكروموسوم وهكذا تحجب تفاصيل تظهر في الكروموسومات الاكبر من ذلك •

وليست جميع السنتروميرات أجساما كالنقط الدبوسية دقيقة التحديد على الكروموسومات وسنتناول هذا فى تفصيل أوسع فيما بعد • ولكن فيما يتعلق بشكل الكروموسوم فانه يجب أن نشير الى أن ما نسميه السنترومير المنتشر يضفى خصائص معينة على الكروموسوم •

فالكروموسومات ، فى حشرات رتبة نصفية الجناح (شريدر ١٩٥٣ وهيوز ــ شريدر ١٩٤٩ وهيوز وريز ١٩٤١) وفى نبات الليزيولا (ماليروس وهيوز ــ شريدر ١٩٤٩ ، استرجرن ١٩٤٩ ، وبراون ١٩٥٤) بدلا ودى كاسترو وكامارا ١٩٤٧ ، استرجرن ١٩٤٩ ، وبراون ١٩٥٤) بدلا من أن تتصل بالمغزل فى نقطة معينة كما هو المعتاد فانها تتصل به على مدى طولها • وعلى هذا فان كل كروموسوم يأخذ شكلا عصويا وبدلا من أن يكون محوره الطولى عند ذهابه للقطب موازيا للمحور الطولى للمغزل فانه يتحرك بحيث تكون الكروماتيدتان الشقيقتان متوازيتين (شكل ٥ ــ ٢) • وعلى بحيث تكون الكروماتيدتان الشقيقتان متوازيتين (شكل ٥ ــ ٢) • وعلى

ذلك فان النشاط السنتروميرى يكون موزعا على سطع الكروموسوم وتبطل منفعته في تقسيم الكروموسوم الى ذراعين متميزتين •

والى جانب الاختناق الأولى الذى ينشأ عن السنترومير المحسد فان الاختناقات الثانوية تهيى علامات مميزة ثابتة • وعند وقوعها فى الجزء الطرفى للذراع فانها تقتطع جزءا من نهايته يبقى متصلا بالجسمالرئيسىللكروموسوم بخيط كروماتينى رفيع (شكل ٥ – ٣) • وقد سميت هذه الأجسام الطرفية بالدالية أو التابع ويشار عادة الى الكروموسومات التى تحملها بالاصطلاح SAT - chromosomes ومما يجب ذكره أن العلاقة الظاهرة بين satellite , SAT

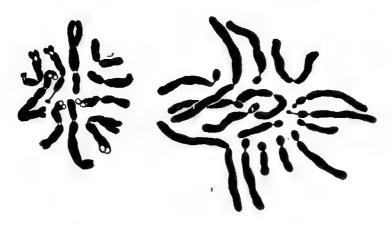


شكل ٥ ـ ٢ : بيان تغطيطى للانقسامين الميتوزى والميوزى من الطراز الكوكسيدى مبينا سلوك كروموسوم ذى سنترومير منتشر (أ) منظر جانبى لكروموسوم ميتسوزى فى الدور الاستوائى حيث تنشأ الياف المغزل على المدى الكامل لسطحه • (ب) نفس الكروموسوم من منظر طرفى • (ج) دور انفصالى ميتوزى مبينا الانفصال المتوازى (د) منظر مرحلة متأخرة من جه • (م) منظر جانبى لكروموسوم ميوزى واحد فى الدور الاستوائى حيث سينقسم انشطاريا • (و) نفس الكروموسوم من منظر طرفى • (ز) تكوين غلاف يحيط بالكروموسوم والياف المنسيزل ويحجبهما • (ح) و (ط) الدور الانفصالى الميوزى ، مبكر ومتأخر ويلاحظ أن الفهد يضغط بشدة على الكروموسوم مما يجمل المغزل الميوزى اضيق كثيرا من المغزل الميتوزى •

فالاصطلاح الوصفى اقترحه هايتز لأن منطقة الاختناق التي تفصل التابع عن باقى الكروموسوم وجدت خالية من الحامض النووى الثيمي وترتبط غالبا الاختناقات الثانوية بتكوين النويات كما سنبحثه فيما بعد •

حجم الكروموسوم

ان حجم انكروموسومات كما يتحدد من أشكالها فى الدور الاستوائى خاصية ثابتة نسبيا داخل النوع وهذا بالرغم من احتمال اكتشاف بعض التباين فى الحجم بين كروموسومات الأنسجة المختلفة حتى فى داخل الكائن الواحد • ويتباين قطر الكروموسوم مع طوله عكسيا ، فيصبح الكروموسوم اكثر سمكا كلما ازداد انكماشا •



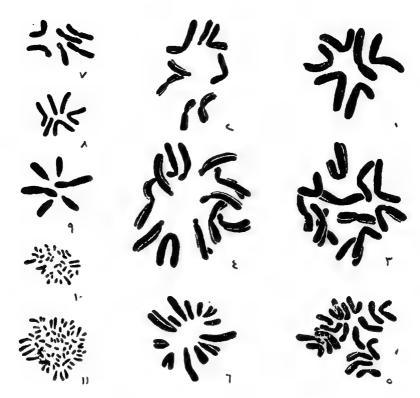
شكل ٥ ـ ٣ : الدور الاستوائى الميتوزى فى الاطراف الجندية لنبات بوليا سناب أمبللاتا (الى اليسار) ونبات كاميليا ذانونيا (الى اليمين) يظهر بكل منهما زوج من الكروموسومات ذات التابم •

ومما قد يخطر بالفكر أن طول الكروموسوم يتوقف رئيسيا على عدد الجيئات التي يحتويها و ولا بأس من هذا الافتراض فهو معقول على أنه تقريب أولى حيث ان الدليل الوراثي المستمد من الدروسوفلا ميلانوجاستر يشير الى أن عدد الجيئات في كل من الكروموسومات الثلاث الرئيسية _ وهي X و فان الكروموسوم Y _ وهيو كما يبدو في الخلايا الميتوزية أكبر من الكروموسوم X _ خال من الجيئات على المعنى الوراثي المفهوم X عير أنه الكروموسوم X _ خال من الجيئات على المعنى الوراثي المفهوم X عير أنه من المعروف في هذه الحالة بالذات أن الكروموسوم X يتكون من نوع من الكروماتين (عتروكروماتين) يكون عادة خاليا من الجيئات فلا يهيى الحجم منا دليلا ، يعتمد عليه ، عن المحتسوى الجيئى X ويحوى الكروموسوم X ويتكون يتكون والاتوسومان أيضا هتروكروماتينا الى جوار السنتروميرات ولكن يتكون

معظمها من اليوكروماتين الذي يحتوى على أنواع الجينات التي نكتشفها وندرسها يسهولة •

وتوضيح آخر للحقيقة هو أن حجم الكروموسوم ليس دليلا على المحتوى الجينى يتهيأ من المقارنات التى يمكن القيام بها بين الاجناس الشديدة انقرابة أو حتى داخل الأنواع ففى العائلة النباتية دروزيراس يمكن أن نجد نتيجة لمقارنة الحجم الكلى للكروموسومات فى الهيئة للانواع المختلفة نسبة للحجم تصل الى ١٠٠٠: ١ (بهر ١٩٢٩) فى حين أن الغروق التى تصل الى ٣٠ أو ٤٠ : ١ ليست غير عادية فى عائلات أخرى كما فى العائلة وحيدة الفلقة كوميللينيسى (شكل ٥ - ٤) (دارلنجتون ١٩٢٩ و ١٩٣٧ ، اندرسون وساكس ١٩٣٦) و وتظهر فيما بين النباتات الفردية داخل النوع النجيلى لوليم بيرين فروق واضحة فى الحجم (شكل ٩ - ٣) مما يترك قليلا من الشك فى وجود تحكم جينى فى حجم الكروموسوم (توماس ١٩٣٦) ومن المحتمل جدا أن تكون الفروق راجعة الى مقدار المادة اللاجينية الموجودة بالكروموسوم وكذلك الى الدرجة التى ينكمش اليها الكروموسوم .

ومن الممكن بسهولة احداث تغيرات في أحجام الكروموسومات داخل النوع الواحد عن طريق عدد من العوامل البيئية و فالخلايا التي تنقسم تحت درجات حرارة منخفضة تكون كروموسوماتها ، بصفة عامة ، أقصر وأكثر النماجا من كروموسومات الخلايا التي تنقسم على درجات حرارة أعلى و ولا النماجا من كروموسومات الخلايا التي تنقسم على درجات حرارة أعلى و لا يزال الأمر موضع الاعتبار فيما اذا كان من الممكن ارجاع الفرق كلية الى الانكماش بدرجة أكبر أو الى تكوين كميات أكبر من المادة الكروموسومية و وعيل أيضا الكولشسين ، وهو عقار قلوى يتداخل في تكوين المغزل والانقسام الخلوى ، الى تقصير الكروموسومات ولو أنه في هذه العالة يبدو أن أكبر قدر من الانكماش انما يرجع الى الامتداد الزائد لفترة المور التمهيدي الذي تستمر خلاله عملية الانكماش الى درجة أبعد من الحالة العادية التي تصلها عند المدور الاستوائى و وقد بينت ووكر (١٩٣٨) في الترادسكانتيا أنه عندما يمنع الكولشسين انقسام الخلية نتيجة لمنع تكوين المغزل دون خفض معدل انقسام الكروموسومات ، فأن حجم الكروموسومات يأخذ في التناقص شيئا في المناهم الى تناهس ونفاد المجموعي في الخلية و وبعا يمكن تفسير الاختزال في المحومات الكروماتين وتتوازى هذه في المحدود المتيسرة لتخليق الكروماتين وتتوازى هذه



شكل ٥ ـ ٤ : طرز مجموعية أحادية للكروموسومات من الأنواع الصغيرة لأنواع من المائلة الكوميللينيسية (١) ترادسكانتيا (٣) ت ٠ كاناليكيولاتا (٤) ت ٠ كاناليكيولاتا (٤) ت ٠ دوزيا (كوثبرتياجرامينيا) (٥) سيتكريزيابريفيغوليا ٠ (٦) ت ٠ ميكرانثا (٧) ريوديسكولور ٠ (٨) سبايرونيما فراجرنز ٠ (٩) كاليزيا ريبانز ٠ (١٠) ت ٠ جيئيكيولاتا (١١) نوع من الترادسكانتيا ٠

الظاهرة مع المشاهدة المعتادة في أن الحيايا التي تمير بانتظام في عمليات انقسام سريعة متتابعة • كما في المرحلة المبكرة للبلاستيولا في اللافقريات البحرية ، تميل الى احتواء كروموسومات أصغر من كروموسومات الخلايا التي تمر بفترات بينية طويلة فيما بين الانقسامات • ويبدو أن الانقسام الخلوي يجرى بمعدل أسرع من معدل تكوين المقادير الطبيعية من المادة الكروماتينية بالعمليات التخليقية للخلية •

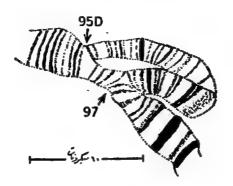
 ملحوظ على حجم الكروموسومات ، حيث تعطى التركيزات العالية نبأتات ذات كروموسومات أكبر من الموجودة في نباتات نامية على تركيزات منخفضة أو في ماء الصنبور • ولما كان الفوسفات جزءا أساسيا من جزئى الحامض النووى فقد يبدر أنه من المكنأن تتباين كمية الحامض النووى في الكروموسوم وتعطى تغيرات في الحجم دون تعطيل للوظيفة ، ولكن هذا يبدر أقل احتمالا اذا أخذنا في الاعتبار أن كمية الحامض النووى الكروموسومي تكون ثابتة تماما من خلية الى أخرى (انظر الباب ١١) •

وهناك تباين واسع فى حجم الكروموسومات (وارمكى ١٩٤١) ففى الفطر عموما , انكروموسومات الميتوزية ضئيلة فلا ترى النواة فى الخيوط الميسليومية الا بصعوبة ، ومن جهة أخرى فأن الكروموسومات الميوزية فى بعض الفطر الزقية ذات طول كاف يجعلها صالحة للدراسات الوراثيسسة السيتولوجية (ماكلنتوك ١٩٤٥ ، ١٩٥٣) ،

وفى النباتات الراقية نجه أن كروموسومات وحيدة الفلقة , بصفة عامة , أكبر من كروموسومات ثنائية الفلقة وذلك بالرغم من أن الجنس بيونيا من العائلة الشقيقية يهيىء مثلا شاذا ملحوظا للكروموسومات الكبيرة فى ثنائية الفلقة • ففى وحيدة الفلقة يصل طول الكروموسوم الميتوزى فى الدور الاستوائى الى ٣٠ ميكرونا فى التريليوم بينما يصل طوله من ١٠ ٣٠ ميكرونا فى المبليوم والبصل والترادسكانتيا وكل مجموعة الأبصال الربيعية الأزهار • أما فى المملكة الحيوانية فان مستقيمة الأجنحة ، والبرمائيسات فقط هى التى تتميز بكروموسوماتها الكبيرة • والكروموسومات فى الانسان متوسطة الحجم وطولها يتراوح من ٤ - ٦ ميكرونات ويبلغ طول الكروموسوم الميتوزى ، فى المتوسط ، فى أكثر كاثنين درسا دراسة وافية ، وحسسا الدروسوفلا والذرة ، ٥ر٣ ومن ٨ - ١٠ ميكرونات فى المدور الاستوائى على الترتيب غير أن هذه الكروموسومات لم تستخدم الى حد كبير فى المدراسات الرراثية السيتولوجية حيث ان كروموسومات الغسد اللعابيسة للأولى وكروموسومات المدور الضام (الباكيتينية) فى الثانيسة ذات حجم أوفى وتركيب مورفونوجى آكثر وضوحا وتحديدا •

أما موضوع الوجود الطبيعي لكروموسومات تصل في الصغر الى حد يجعلها غير مرثية للمجهر الضوئي فهو أمر يجب أن يبقى مفتوحا للمناقشة •

فقد تمكن كودانى وسترن (1987) من استحداث كروموسوم x غير مرئى x فى الدروسوفلا عن طريق أشعة x ، وهو يتركب من عدد صغير من الأقراص التى ترى فى نويات الغدد اللعابية (شكل x - x) ، وهو غير مرئى تماما فى الحلايا الميتوزية x كما أن أعمال ليدربرج (1984 و 1900) x وغيره



شكل ٥ _ ٥ : كروموسوم ضغيل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر مشتق منجز من الكروموسوم الثالث يشمل المنطقة من ٩٥د/ صالى ٩٧ جا ويعتلك سنتروميرا غير معروف مصدره ، وهو مبين أعلاه (كالجزء الحلقى العلوى والى اليمين) وهو متزاوج مع الكروموسوم الثالث المقتضب الذى اشتق هذا الكروموسوم الفشيل منه • غير أنه غير مرئى فى الخلايا الميتوزية •

تشير الى وجود مجموعة ارتباطية أو أكثر في بكتريا القولون اشيريشياكولاى ، الا أن المركبز في هنذا الكائن من الناحية الكروموسيومية لا يسزال باقيا ينتظر الجلاء • وقد بين دلبروك وبيلي (١٩٤٦) وهيرشي (١٩٤٦) بنفس الطريقة تكوين اتحادات جديدة بين الصفات في الفيروسات البكتيرية (البكتريوفاجات) مما يشير الى وجود كروموسومات أو مواد شهسبيهة بالكروموسومات ، وذلك قياسا على الكائنات الراقية ، ولكن المجهر الالكتروني لم يكشف للآن ما اذا كانت الجينات المرتبطة محمولة في كروموسومات تحت مجهرية •

ومدى التغير في حجم الكروموسومات في المجموعة الأحادية ، داخل أى نوع معين ، ليس كبيرا ، فأصغرها عادة لا يقل عن ثلث أو نصف أكبرها غير أن هناك استثناءات عديدة لهذه القاعدة ، فمثلا الكروموسوم الرابع في اللدوسوفلا ميلانوجاستر الذي يصغر كثيراً من المرات عن الآخرين • بينما تتكون الهيئة الأحادية في نبات اليوكا من ٥ كروموسومات كبيرة وخمسة وعشرين كروموسوما صغيرا جدا (شكل ١٣ ـ ٧) • ونظريا ، لا يوجد

حد أدنى للحجم الذى يكون عليه الكروموسوم على فرض احتوائه على التركيب البنائى الأساسى اللازم للتكاثر والحركة الانفصالية و ولكن مناك منالناحية الأخرى حسدا أعلى للطول ، تعين المسافة القصوى بين قطب المغزل والصفيحة الاستوائية هذا الحد حيث تعانى الكروموسومات التى تزيد عن هذا الحد من فقد مناطقها الطرفية نتيجة لقصمها بالصفيحة الخلوية أو بالاختناق عندما يقسم أى منهما الخلية الى نصفين و

عدد الكروموسومات

يمكن التعبير عن عدد الكروموسومات في الخلايا الجسمية للكائنات الراقية بالعدد الزيجوتي أو العدد الثنائي أو العدد الجسمي (الميتوزى) كما يعبر عنه في البيضة أو الاسبرم بعد الاختزال بالعدد الجاميطي أو الأحادى، وقد تميز كل منها بالرمزين ٢ ن و ن على الترتيب ، غير أن ادراك وجود سلاسل لتعدد المجموعات في كل الكائنات أو في مجموعات منها يستنعى اقرار عدد أولى أو أصلى نشأت منه الخلايا أو الأفراد المتعددة المجموعة ، وتؤلف كروموسومات العدد الأصلى ما يعرف بالعدد الاساسي ويرمز لهبالحرق بس* ، ففي القصح تعرف سلاسل من الأنواع ذات ١٤ أو ٢٨ أو ٢٤ أو ٢٨ أو ٢٢ تمثل من الكروموسومات تمثل العدد الجسمي (٢ ن) ، ٧ أو ١٤ أو ٢٨ أو ٢١ تمثل العدد الجاميطي (ن) ، فالعدد الأساسي (س) للسلسلة هو ٧ حيث ان الاقماح ذات ٨٦ أو ٢٨ أو ١٣ أو ١٣ أو ٢٨ أو ١٣ أو ١٣ أو ١٣ أو ٢٨ أو ١٣ أو ٢٨ أو ١٣ أو

وتتباين الاعداد الكروموسومية تباينا كبيرا في كلا النباتات والحيوانات فيقل عددها الى ثلاثة للعدد الأحادى في كريباس كابيلاريس وكذلك في عدد من أنواع الجنس كروكاس ويصل مداها الى أكثر من مائة في كائنات أخرى، والواقع أنه بينما سجل بيلار (١٩٢٦) من العدد الثنائي للحيوان المسعاعي أولاكانثا حوالى ١٦٠٠ كروموسوم، فإن الدودة الأسطوانية استكارس ميجالوسيفالا صنف يونيفالنز تعرض زوجا واحدا من الكروموسومات في خلايا النسيج التوالدي ، ولكن بما أن الكروموسومين يتجزآن الى عدد من

نى الأصل الاتجليزى استعمل المؤلف $oldsymbol{n}$ (ن) للعدد الاساسى و $oldsymbol{X}$ رَبَّى) للعدد الجاميطي ومنا عكس ما جرى عليه العرف $oldsymbol{e}$ وقد ووهي في العرجمة الإياع العرف العماليم $oldsymbol{e}$

الكروموسومات الصغيرة ، فإن الكروموسوم الاحادى المفرديعتبر كروموسوما مركبا يحافظ ، لأسباب غير معروفة ، على وحدته تحت الظروف التي تفرضها عليه خلايا النسيج التوالدي •

ولأسباب واضحة أجريت دراسات التنظيم الكروموسومى على نباتات وعلى حيوانات تحتوى على عدد قليل من الكروموسومات الكبيرة وأكبر جزء من معلوماتنا الحالية مستمد من النباتات تريليوم (ن = ٥) وترادسكانتيا (ن = ٦) الى جانب بيانات من مختلف النباتات الزنبقية والنجيلية وكذلك من مستقيمة الأجنحة والبرمائيات (كلا نوعى الكروموسومات الميتوزية والتى قى الخلايا الأمية للبيضة) ومن أعضاء شتى لذات الجناحين التى تتميز بكروموسوماتها العملاقية فى خلايا الغدد اللعابية ،

الشخصية الفردية للكروموسومات

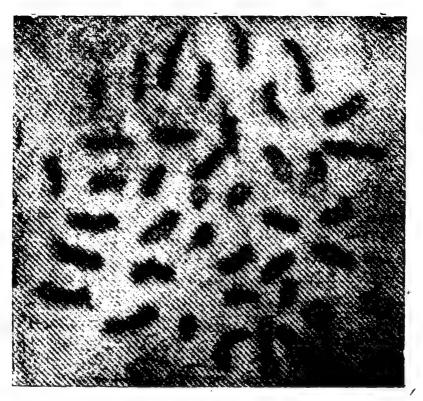
حيأت الدراسة التاريخية التي قام بها بوفري في بيضات قنفذ البحر المخصب باسمبرمين دليسلا على أن الكروموسومات في المجموعة الأحادية يختلف الواحد منها عن الآخر نوعيا وذلك فيما يختص بتأثير كل منها على عمليات التكوين • وقد دعمت الدراسات الارتباطية للعلاقات بين الجينات في الدروسوفلا والذرة هــذه القاعدة بطريقـة مؤكدة • غـير ان باحث وأن يعتمه على مميزات مورفولوجية لأغراض التعريف • فكان شكل وحجم الكروموسوم نقطتي ارتكاز له حيث ان ثباتهما مكنهمن تعيين الطراز المجموعي للكروموسومات أو البيان التخطيطي الفردي لكروموسومات المجموعة الأحادية في كثير من النباتات والحيوانات لأغراض المقارنة • وعندما يكون القصد اجراء مقارنات عن علاقات القرابة داخل الأنواع وبينها , فسأن مشل هذه الدراسات تصبح ضرورية بدلا من البيانات الوراثية • وكان أعظم نجاح تحقق لمثل هذا العمل في الدروسوفلا والكريباس (العائلة المركبة) • غير أن الكائنات الأخرى تعطى مثل هذه البيانات بسهولة • وبينما يبين الشكل (٥ - ٤) عدة طرز كروموسومية للمجموعات فان الشكل (٥ - ٦) يبين الطراز الكروموسومي للمجموعة في الفار • ومن هذا يتضح أن العدد الكروموسومي والطول في الدور الاستوائى ، وموضع الاختناقات الأولية والثانوية ووجود(أو غياب) وحجم التوابع تهيئ الخصائص المعتادة في تعريف الكروموسومات كما يمكن استخدام الطابع الثابت للكروموميرات في كروموسومات الدور الضام لنفس الأغراض •

المورفولوجيا التفصيلية للكروموسوم

ان الوصف الدقيق للتركيب البنائي للكروموسوم والخصائص الوصفية الخارجية وتغيراتها خلال سير الانقسام الخلوي ستعطى في النهاية بطريقة كيميائية • حيث قد عرف الكثير فعلا عن التركيب الكيميائي العسام للكروموسوم ، ومع مضى الوقت تتكامل هذه المعلومات مع القدر الهائل من البيانات المورفولوجية التي تراكمت خلال نصف القرن الماضي • وليست جميع الأوصاف الظاهرية للكروموسوم معروفة الى الدرجة التي تمكن من اعلاء وصف مورفولوجي كامل ، ولكن الحصائص الواضحة قد درست في تفصيل كاف لاعطاء صورة واضحة لدرجة معقولة •

الكرومونيمات (الخيوط الكروموسومية)

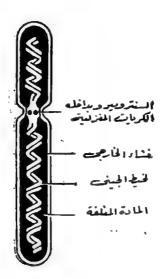
يمكن تصور الكروموسوم على أنه مكون من عدد من الأجزاء الطولية تعرف بالكرومونيمات (المفرد كرمونيما) وهذه هي التي تكون جـــــن الكروموسوم الذي يحمل الجينات ، وذلك بالرغم من أن كل كرومونيما قد تحوى مواد غير جينية تقوم بمهمة المحافظة على وحدتها ، وكان ولايزال أمر تعيين عدد الكرومونيمات التي ينقسم اليها الكروموسوم أثناء المراحل المختلفة لنوعي الانقسسام الميتوزي والميوزي يشكل احـــــى معضسلات السيتولوجيا وتقل أهمية هذا الموضوع لباحث الوراثة عن أهميتها لباحث السيتولوجيا ، حيث أن الكروماتيدة هي الوحدة الكروموسومية العاملة في الانقسام الحلوي وفي انعزال الجينات وفي العبور ومع ذلك فانه من الواضح أن الكروماتيدات ، التي ترى بسهولة في كروموسومات الدور التمهيدي الميتوزي، تنقسم هي الأخرى بالتالي الي وحدات أقل ولكن الي أي مدى أكثر من ذلك يصل الانقسام في الكروموسوم ؟ فهذا موضوع تختلف فيه الآراء وهو مفتوح للمناقشة ،



شكل ٥ ــ ٦ : منظر قطبى لصفيحة استواثية في خلية جسبية من الفار نامية في مزرعة لسيج ٠

وقد استخدمت طرق شتى فى مهاجبة هذا الموضوع و وتشمل هذه الطرق المعاملة السبقية بالأحماض والقلويات المخففة قبل التثبيت و ويمثل شكل ٥ – ٧ أكثر وجهات النظر قبولا ، بصفة عامة ، عن العدد الأدنى للخيوط فى كروموسوم الدور الانفصالى فى الخلايا الميتوزية وعلى هذا فان الكروموسوم الثنائى الخيط فى الدورين التمهيدى والاستوائى الذى قد تتطلبه الوراثة المندلية لا يقف تقسيمه الى هذا الحد فهو منقسم أكثر من ذلك (هسكنز ١٩٤٧ وكاوفهان ١٩٤٨) و وقد اعتبر نيبل (١٩٣٩ و المدار المائية ليعطى تركيبا رباعى الخيوط مما يتطلب أن يكون كروموسوم الدور الانفصالى منقسم مرة التمهيدى ثمانى الخيوط وترتكز هذه المشاهدات على عدد الأطراف السائبة التمهيدى ثمانى الخيوط وترتكز هذه المشاهدات على عدد الأطراف السائبة

المفكوكة للكروموسومات المعاملة • وقد أقيمت الاعتراضات بأن طريقة المعاملة هي المسئولة عن الصور الضوئية التني شوهدت • وقد شوهد ، أحيانا ،



شكل ٥ ـ ٧ : بيان تخطيطى الورفورلوجيا كروموسوم الدور الانفصالي فى الانقسام الميترزى مبينا الحله الادنى لعدد الحيوط • التركيب الحلزونى المبين يؤدى الى وقوع التفاف نسبى بين الكروماتيدات فى الانقسام التالى • فقد استمبل هذا الشكل لبيان كروموسوم استوائى ، ولكنا تعتقد أنه أكثر انطباقا لتمثيل كروموسوم فى الدور الانفصالي لسنترومير (المركز الحركى مع الكريات المنزلية) قد تكون منقسمة أو غير منقسمة فى الدور الانفصالي • المسطلحات هى التي يستعملها شريدر •

انشقاق رباعي في كروموسومات الكوكسيد في الدور الاستوائي الأول الميوزى (هيوز ـ شريدر ١٩٤٠) • ويبدو أن هذه المشاهدات غير قابلة للطعن حيث أن كل وحدة انشقاقية من الكروموسوم تكون مغزلها المنفصل • ويعزز هذا الرأى النتائج التي حصل عليها مانتون (١٩٤٥) باستخدام التصوير بالأشعة فوق البنفسجية حيث كشفت عن أربع كرومونيماتمميزة في كروموسومات الدور الانفصالي في النبات السرخسي توديا •

ويلزم أن ندرك أن المشاهدات السيتولوجية لا تكشف دائما عن القصة الكاملة • فالكروموسومات الفرشائية في الدور الانفراجي في الخلية الأمية للبيضة في الضفدعة تبدو ضوئيا فردية • ولا يمكن بيان الكروماتيدات

الا بصعوبة , غير أن وجود الكيازمات بين الأزواج النظيرة هو دليل معقول على طبيعتها الثنائية في دور سابق في نفس درجة الانقسام (دوري ١٩٤١ ، ١٩٤٠) • كما أن مشاهدات برجر (١٩٣٨) وجرل (١٩٤٦) لها أهمية في هذا الموضوع حيث ان كروموسومات الخلايا الطلائية للبلعوم الخلفي في ناموس كيولكس بيبينز ، ائتي قد تبدو فردية في الدور التمهيدي المبكر ، وقد يظهر فيما بعد في نفس الدور التمهيدي أن كل كروموسوم يمكن تجزئته الى عدد من الكرومونيمات قد يصل الى ١٦ أو ٣٣ ،

وقد استخدمت الاشعاعات المختلفة في كشف الحقيقة التركيبيسة للكروموسوم والفكرة في ذلك أن الانفصامات في الكروموسوم ستكشف في جلاء عدد وحدات الانشقاق • فقد استعمل نيبل (١٩٣٦ و ١٩٣٧) الاشعاعات المؤينة لبيان حالة تعدد الخيوط في كروموسومات الدورالتمهيدي في الحلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في الترادسكانتيا • ويبين كلا النوعين من الاشعاعات المؤينة والكيميائية الضوئية أن كروموسومات الدور التمهيدي في الأنابيب اللقاحية لنفس النبات رباعية الخيوط على الأقبل (سوانسون في الأنابيب اللقاحية لنفس النبات رباعية الحيوط على الأقبل (سوانسون وساكس وكنج (١٩٥٥) هذه المشاهدات , في حين عارض استرجرن وواكونيج (١٩٥٤) هذه المشاهدات , في حين عارض استرجرن وواكونيج كروموسومات الدور البيني في الأبواغ الصغيرة تستجيب لأشعة كاكما كروموسومات الدور التمهيدي تسلك كما لو كانت غير منقسمة في حين أن كروموسومات الدور التمهيدي تسلك كما لو كانت ثنائية فقط (ساكس ١٩٤١) •

ومن الصعب في الوقت الحاضر تقرير الى أى حد يمكنان تعسسري اليه هذه الصور والاستجابات المتغيرة للكروموسومات الى تغييرات كيميائية وغير أنه يبدو من الواضح تماما أن عدد وحدات الانقسام في الكروموسوم لم تعد تعتبر مشكلة هامة من الناحية الوراثية السيتولوجية كما كان يظنسابقا وذلك لأنه اذا أخذنا في الاعتبار كروموسوما مرثيا مجهريا وفكرنا في ذلك من ناحية احتمالات التركيب الجزيئي لاطاره فلا بد من أن يصل عدد وحدات سلاسل الأحماض النووية أو البروتينات النووية فيها الى المئات ولا تبرز بصورة مرثية وتنتج ما يسمى بالكرومونيما وليس من المدهش اذا أن تجمعاتها مرثية ، وتنتج ما يسمى بالكرومونيما وليس من المدهش اذا أن الظروف المتباينة لمعاملات وتثبيت الكرومونيما وليس من المدهش اذا أن

الداخلي · كما أوضع هسكنز (١٩٤٧) أن الموضوع لم يعد يتعلق بمجرد عدد الكرومونيمات في الكروموسوم بل يتعلق بموضوع سلوك الكروموسوم البوليتيني (عديد الخيوط) كما لو كان ثنائي الخيط ، حيث انه في الانقسام الخلوى وفي العبور وفي الحلزنة تكون الكروماتيدة _ وليس ثبة جزء أصغر من ذلك _ هي الوحدة العاملة · وعلى ذلك فان عملية تكاثر الجين والكروموسوم عملية مستمرة الى حد ما وتتوقف على مواد البناء المتوافرة داخل الخلية ، مع الاحتفاظ في نفس الوقت بأقل عدد ممكن من الكرومونيمات العساملة الملازمة لأغراض وتحركات الكروموسوم في كلا الانقسامين الميتوزي والميوزي •

غير أن فردية الكروموسوم أو ازدواجه في الدورين القلادي والتزاوجي تضفى على هذا الموضوع أهمية خاصة حيث ان عددا من النظريات التي تتعلق بالظواهر الميوزية تتخذ فردية الكروموسوم في الدور القلادي على أنها الغرف الابتدائي الأساسي • فنظرية البده المبكر للانقسام الميوزي لدارلنجت بون (١٩٣٧) ونظرية العبور لهوايت (١٩٥٤) تستند الى هذا الفرض • وستناقش هاتان النظريتان في باب قادم • ولكن يكفي هنا أن نقول ان كلتيهما قد أضعفهما وفرة من الأدلة المناقضة • ويظهر أنه لا يوجد أي سند منطقي للاقتراح بأن كروموسومات الدور التمهيدي تختلف في الانقسام الميوزي عنها في الميتوزي من حيث عدد الكرومونيمات وذلك بالرغم من أن الميوزي عنها في الميتوزي من حيث عدد الكرومونيمات في الذبابة المنشارية بالرغم من أنها مزدوجة الحيوط على الأقل في جميع أدوار الانفصال ، فأنها تكون فردية في الدورين الانفصالي والنهائي اللذين يسبقان الانقسام الميوزي وأن التلاصق يبدأ في هذه المرحلة المبكرة بدلا من بدئه في الدور التزاوجي الذي يأتي بعد ذلك •

المادة المفلفة

يفترض معظم باحثى السيتولوجيا أن الكرومونيمات ترقد فى كتلة من مادة غير ملونة تعرف بالمادة المغلفة التى يحوطها من الخارج غشاء أو لمة (شكل ٥ – ٧) • والمفروض أن المادة المغلفة والغشاء تتكونان من مواد غير جينية • وبالرغم من أن البعض ينكر بشدة وجود مثل هذه الأجزاء (دارلنجتون ١٩٣٧ ، وريس ١٩٤٥) ، فانه قد أمكن الحصول على أدلة فوتوغرافية معقولة

قى نباتات مثل النرة (ماكلنتوك ١٩٣٤) والتريليوم (أيواتا ١٩٤٠) والترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٠) وقى النظاط بودسسما (ماكينو ١٩٣٦) وقد وصف هيرشلر (١٩٤٣) طريقة لتمييز الغشاء تؤدى الى اسوداد أغشية الكروموسومات فى الخنفساء بالومينا ، وتدل بجلاء وسومات بينتر (١٩٤١) الخاصة بتكوين الكروموسومات فى خلايا الغدد اللمابية فى الدروسوفلا على وجود مادة مغلغة وغشاء و والى جانب همذه البراهين الايجابية فانه يمكن استنتاج وجود المادة المغلغة من المقيقة المعروفة بأن المنظر الطرفى للكروموسوم يبدو فى مظهر أجوف وليس ممتلئا ولا تكون لمنات كروموسوم الدور الاستوائى قضيبا ممتلئا وهو ما يمكن بيانه بسهولة بمعاملة الكروموسومات بأحماض أو قلويات مخففة لتفكك الأجسام المحلزنة بمعاملة الكروموسومات بأحماض أو قلويات مخففة لتفكك الأجسام المحلزنة كروموسوم الدور الاستوائى المصبوغ يعطى حواف ملساء ليست متعرجة والمظهر الأخير نتوقع حدوثه اذا كانت الأجزاء المحلزنة فى الكروموسومات ترقد عارية فى البيئة النووية و

وقد استعمل باحثو كيمياء الخلية , ومعظم اهتمامهم موجه للوصول الى التركيب الكيميائي للكروموسومات ، الاصطلاح د ماتريكس ، بمعنى آخر (مَازِياً ويبجر ١٩٣٩ ، وريز ١٩٤٢ ، وسيرا ١٩٤٧) • واتفق شريدر (١٩٥٣) مع هؤلاء الباحثين في تعريف الماتريكس على أنه الكتلة الأساسية للكروموسوم وأنه هو الجزء الذي يتميز بأنه موجب للفولجين ، ويمكسسن ازالته بطرق كيميائية أو أنزيمية تاركة خيطا سالبا للفولجين أطلق عليهاسم « بقايا الكروموسوم » • وهذا التفسير الذي يغفل الاستعمالات السابقة للاصطلاح ، يهمل أيضًا الدليل المستمد من كروموسومات الغدد اللعابية في الدروسوفلا حيث يصطبغ ما يعرف بالماتريكس بصبغة الأخضر الثابت التي تصطبغ بها النوية مما يدل على عدم وجود كروماتين موجب للفولجين • وقد زادت ملاحظات ماكلنتوك (١٩٣٤) في الذرة هذا التناقض وهي تدل على أن مادة النوية السالبه للفولجين تمر الى الكروموسومات لتحيط بالكرومونيمات في الدور الاستوائي وتكون موجبة للفولجين في هذا الدور * ولا تعرف وظيفة المادة المغلفة ولا تركيبها البنائي • والمفروض أنها تساعد في الاحتفاظ بالكرومونيمات داخل الحدود حتى يمكن للكروموسومات القيام بجميع تحركاتها اثناء الانقسام الخلوى دون عائق • ولكن هل هي فعلا لها دخل في انكماش الكرومونيمات كما ذكر كووادآ (١٩٣٩) فهذا لا يزال اشكالا لم يحل بعد • كما يوجد أيضا الاحتمال بأنها قد تقوم بوظيفة غلاف عازل للجينات أثناء الانقسام الحلوى •

والبيانات التجريبية الوحيدة التي تتصل بعلاقات المادة المفلفة بالمكونات النووية الأخرى هي بيانات ماكلنتوك (١٩٣٤) في الأبواغ الصغيرة ، وخلاياها الأمية في الذرة ، والمعروف أن النوية تتضاءل في الحجم أثناء الدور التمهيدي ثم تظهر ثانية في الدور النهائي ، وترتبط دورة النويةهذه بسلوك المادة المغلفة للكروموسومات ، وتقترح ماكلنتوك أن النوية في المرحلة الأخيرة من الدور التمهيدي تسهم ماديا في تكوين المادة المغلفة التي تبدأ في الفهر ، بينما تتكون النوية في الدور النهائي من المواد المغلفة وذلك تحت تأثير منطقة كروموسومية معينة هي الخاصة بالمنظم النويي ، وفي حالة افتقاد هذا الجسم فإن المؤاد المغلقة الموزعة تبقى بالكروموسومات الغردية لتتجمع بطبيعة الحال في الدور النهائي على هيئة كريات صغيرة شسبيهة للنويات ، وفي المغور التمهيدي التالي تأخذ هذه الكريات في الإختفاء عمرية في نفس الوقت الذي تبدأ فيه الكروموسوهات بأن تكون آكثر اصطباعا ،

ولا يزال التركيب البنائي للنوية ووطيفتها غامضين نوعاً ما للآن المنسبة المنسبة نسبيا وقد تصل نسبة البروتين بها الى ٩٠٪ من وزنها الجاف • ويوجد الحامض النووى الريبوزى البروتين بها الى ٩٠٪ من الوزن الجاف ، أما ما قد يوجد بالنويات من بنسبة تقرب من ١٥٥٪ من الوزن الجاف ، أما ما قد يوجد بالنويات من حامض نووى ديز أو كسى ريبوزى فالاحتمال بأن يكونمن مصدر كروموسومى أشد من أن يكون جزم متكاملا من التركيب البنائي للنوية • وقد بين المجهر الألكتروني أن التركيب البنائي للنوية • وقد بين المجهر الألكتروني أن التركيب البنائي المهاخل للنوية قد يكون ليفيا (شكل ١ ٢٠) أو أن تركيبها ليس له تغلميل بنائية • غير أن هذه المساحدات لا تلقى ضوما على طريقة تكوينها أو على معنى تنظيمها الداخل •

وتصادفنا أيضا الصعوبات حين محاولة تقدير وظيفة النوية • وقد رصد فنسنت عددا من الوظائف المحتملة وفيما يلى أكثرها قبولا : (١) أنها مركز لنقل التأثيرات الكروموسومية آلى السيتوبلازم (٢) أنها مركز لتحديد مصدل التفاعل التخليقي الفيروري للاحتفاظ بتخليق السيتوبلازم (٣) أنها مخزن للمواد التي تنتجها الكروموسومات (٤) أنها مخزن للمواد الكروموسومية أو النووية الداخلية غير المستعملة (٥) أنها مخزن لمصادر الطاقة اللازمة للنشاط النووي ٠

ولم يمكن للآن القيام تجريبيا بالتمييز بين هذه الفروض النظرية · ولكنه يبدو أن النوية ، اذا كانت تلعب دورا ما في النواة فان هذا الدور ليس ذا طبيعة وراثية ·

الكروموميرات (العبيبات الصبغية)

يفيدنا علم الوراثة بأن الكروموسومات تتميز طوليا الى جينات شتى يختلف الواحد منها عن الآخر نوعيا وذلك فيما يتعلق بتأثيرها على العمليات التكوينية على أنه قبل استتباب هذه القاعدة بوقت طويل ، كان قد أمكن بيان أن الكروموسومات ، وعلى الأخص وهى فى حالتها الخيطية الرفيعة فى الدور التمهيدى الميوزى المبكر ، تتباين أيضا الى مناطق مميزة وصفيا وكانت ثابته فى المجم والموضع وكان أول من وصف هذه المناطق المعروفة بالكروموميرات بالبيانى فى ١٨٧٦ وفيتزنر فى ١٨٨١ ومنذ ذلك الوقت أخذ وصفها يعم فى جميع الكائنات التى يظهر بها الدوران ، التزاوجي أو الضام ، واضحى التميز و ويبين شكلا (٣ _ ١٣ و ٣ _ ١٤) التركيب الكروموميرى للكروموسومات فى نباتى الثريليوم والذرة و

ويغطى الاصطلاح و كروموميرة ، تركيبات شتى كثيرة مميزة وصفيا بالرغم من وجود كل احتمال في أنها تختلف تماما في تركيبها البنائي وهي تشمل أجزاه تركيبية شتى مثل : (١) الشرائط الداكنة الاصطباغ في الكروموسومات العملاقية في الغدد اللعابية • (٢) الكروميولات والكروموميرات الكبيرة الحجم في الكروموسومات الفرشائية الفائقة الطول في الخلايا البيضية الأمية في البرمائيات • (٣) الكروموميرات الطرفية كما ترى في الكروموسومات الميوزية في الطماطم (براون ١٩٤٩) • (٤) وأيضا الطراز المعتاد الذي يوجد في الزنبق مثلا •

أما العقد الكبيرة التى توجد فى كروموسومات الدور الضام فى الذرة ، فهى ليست كروموميرات بالمعنى المفهوم حيث انها هتروكروماتينية وليست يوكروماتينية • فالمصطلح • كروموميرة ، مع دلالاته هذه هو مصطلح وصغى • ويدل دون اضافة خصائص أخرى ، على وجود أجزاء تركيبية ، لها القدرة على التكاثر ، ثابتة الموضع مختلفة الحجم وقدرتها على الاصطباغ تزيد على باقى أجزاء الكرومونيمات •

وقد صادفت المحاولات لتعريف الكروموميسسرة في مدلول تركيبي صعوبات ، وقد قدم بهذا الحصوص فرضان نظريان ، أحدهما وهو النظرية الفرضية للكروموميرة و يعتبر أنها تختلف تركيبيا عن باقى الكرومونيما بسبب وجود استجابات تفاعلية مميزة لها وخاصة بها تتعلق بتخليق الحامض النووى » (بونتكودفو ١٩٤٤) • وبعبارة أخرى ان السبب في زيادة حجم الكروموميرة عن أجهزاء الكرومونيما المجهاورة لها حسو مقدرتها على تخليس كميات كبيرةمن الحامض النووى أو البروتين النووى القابلين للاصطباغ أو تركيمهما على نفسها • وقد عضد كاوفمان حديثا (١٩٤٨) وجهة الرأى هذه • غير أن بللنج (١٩٢٨) كان أول من أعطاها أعظم سند وتعبيسر معقول ، وهو الذي وصف خطأ الكروموميرات النهائية في النباتات الزنبقية على أنها مراكز الجينات •

والفرض النظرى الآخر يصف الكرومونيما كغيط مجهرى متجانس وأن الكروموميرات ما هى الا تعبيرات ثابتة لنظام الحلزنة (ريس ١٩٤٥) ويستمد هذا الرأى أسانيده من عدد من الدراسات التى بينت أنه أمكن حل الكروموميرات فى نباتات وحيوانات مختلفة تحتوى على عدد من طرز التعبير الكروموميرى ، الى حلزون لا يرى فيه الاكرومونيما ذات قابلية متجانسة للاصطباغ ، وهكذا فان شد الكرومونيما بطرق التشريح المجهرى يحولها من خيط متميز تركيبيا الى خيط متجانس المظهر ، هذا المأن الكروموميرات (الحلزنة) فى الدور القلادى فى كائنات مثل الترادسكانتيا (سوانسون) ١٩٤٣ وتايلور ١٩٤٩) والبصل والصبار (كوسكى ١٩٣٤) والنظاط (ريس والهياسنت (نيثاني ١٩٣٧) والتريليوم (كيف ١٩٤٨) والنظاط (ريس المؤية فى وضوح والتي ترى فى الدور التمهيدي المتأخر ،

وقد يدخل التركيب الكروموميرى فى كروموسومات الغدد اللمابية أو فى الكروموسومات الفرشائية • وهما أطول كثيرا من كروموسومات الدور التمهيدى الميوزى العادية ، تحت نفس التفسير أو قد لا يدخل • وبالرغم من أن ريس (١٩٤٥) وريس وكراوس (١٩٤٦) يعتقدان أن الشرائط الكثيفة فى كروموسومات الفدد اللعابية هى أجزاء محلزنة فانه توجد أدلة مبنية على مشاهدات تستند الى الرأى بأن شد الكروموسومات لا يهتك الطابع الكروموميرى بالطريقة المتوقعة لو أنها تمثل حلزنة (هنتون ١٩٤٦) ،

(دانجلو ١٩٤٦ و ١٩٥٠) • ونفس الأمر صحيح بالنسبة لكروموميرات الكروموسومات الفرشائية في الخلايا الأمية للبيضات في الضفدعة وذلك عن دوريي (١٩٤١ ، ١٩٥٠) • وحيث ان هذه الكروموسومات تصل الى أقصى امتداد لها وذلك بالرغم من انها لا تزال تحتفظ بقدو كبير من الرجوعية فقد يبدو أن كروموميراتها لا يمكن أن تقارن بالكروموميرات الموجيودة في الكروموسومات الميوزية العادية والتي ، بغض النظر عن المجم ، يظهر أنها خصائص تركيبية تعكس طابعاً مميزاً من الملؤنة على مدى طول الكرومونيمات غير أن بيانات جول (١٩٥٦) الحديثة تنبىء بأنه يمكن تطبيق تفسيرات ريس على الكروموميرات الفرشائية الى جانب تطبيقها على طرز الكروموميرات الموزية اللوزية الأخرى •

وليس هناك غير قليل من التعضيد للرأى الذى قدمه بللنج (١٩٣٨) بأن الكروموميرات الميوزية هى مواقع جينية وذلك لأنها من جهة أكبر جدا من أن تكون كذلك ومن جهة أخرى فقد أمكن بيان أنه يصبح وجود الجينات في المسافات الخفيفة الاصطباغ التي تقع بين الكروموميرات (ماكلنتوك ألا المنافعة على أننا سنبين فيصا بعد أن الكروموميرات (الشرائط) في الكروموسومات اللعابية ترتبط بجينات معينة ولو أنه من الواضح صعوبة التقرير بصفة مؤكدة ، ما اذا كانت الجينات موجودة في الشرائط أو في المناطق التي بينها و

السئترومير

السنترومير الذي يكون الاختناق الابتدائى في كروموسومات الدور الاستوائى جزء من الكروموسوم ليس عنه غنى • فالكروموسومات التى تفتقر الى السنترومير تفشل في توجيه نفسها بطريقة صحيحة على الصفيحة الاستوائية ، وتتخلف في الدور الانفصالى ، وتفقد في النهاية • وبسبب احتلال السنترومير مركزا ثابتا بالنسبة لأطراف الكروموسومات فانه يعتبر المسئول عن أشكال الكروموسومات أثناء سيرها الى القطبين خلال الدور الانفصالى • ولهذا فان وظيفته معبرة بالحركة محددة تماما وبالاضافة الى ذلك يبدو أنه مسئول جزئيا على الأقل عن تكوين ألياف المغزل الكروموسومية ولا يؤثر ما بينه كارلسون (١٩٣٨) من حركة الكسر الكروموسومية

اللاسنتروميرية (عديمة السنترومير) في الخلايا العصبية لمستقيمة الجناح في اتجاه القطب على صحة هذا الفرض حيث يمكن تعليل هذه الحركة على أساس وجود تيارات تسرى في السيتوبلازم من المناطق الاستوائيسة الى القطبين •

وتحت ظروف معينة ، قد ينزل السنترومير عن دوره الى مراكز ثانوية للحركة ، ولكن تلك حالات استثنائية • ففى الذرة يحكم الظاهرة وجود كروموسوم رقم ١٠ شاذ يتصل بطرفه البعيد للذراع الطويلة قطعة اضافية من الكروماتين (رودز وفيلكومرسون ١٩٤٢ ، رودز ١٩٤٢ ، ١٩٥٢) • ولا تقع هذه الظاهرة الا في الخلايا الميوزية بنسبة أعلى عندما يكروموسوم الشاذ في الحالة الأصلية • ففي الدور الانفصالي تبدأ الكروموسومات حركتها الانفصالية قبل موعدها نوعا ما • كما يدل على ذلك درجة انكماش الكروموسومات ، وتتحرك الأطراف البعيدة للكروموسومات نحو القطبين بدلا من مناطق السنترومير (شكل ٥ – ٨) • وقد أبلغ عن حالة مماثلة في سلالات التربية الداخلية في السيكيل (الشيلم) (شكل عن طريق ألياف مغزلية (براكن ومونتزنج ١٩٤٢) ، استرجرن وبراكن ١٩٤٦) وقد يبدو أن إنتقال الوظيفة يتم عن طريق سريان تيار من المواد الى مراكز الحركة الجديدة ، غير أن هذا يتطلب الاثبات •

ولا يشغل السنترومير عادة موضعا طرفيا • وقد كان يظن سابقا أن



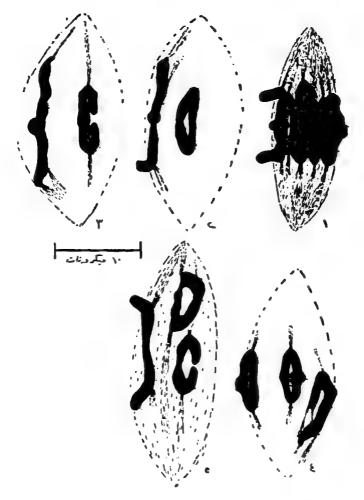
شكل ٥ ـ ٨ دور استواثى فى خلية أمية للأبواغ الصفيرة فى الغزة تبين الحسركة الانفصالية السابقة لأوانها فى المناطق السنتروميرية الثانوية (نيوسسترية) لاتزال السنتروميرات الطبيمية غير المنسمة والممثلة فى الشكل كدوائر بيضاء فى بعض الكروموسومات ، لاتزال عند الصفيحة الاستوائية ،

كروموسومات بعض الحشرات المستقيمة الجناح ذات سنترومير طسرفى حقيقى ولكن بين هوايت (١٩٣٥) أنه يوجد دائما ذراع أخرى صغيرة جدا فى مثل هذه الكروموسومات والمعروف الآن أن جميع الكروموسومات بما فيها الكروموسوم الرابع الضئيل فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ذات ذراعين (بانشين وخستوفا ١٩٣٨ وجريفين وستون ١٩٤٠) ولذلك فطالما عبر الكثيرون عن الاعتقاد بعسم ثبات الكروموسومات الطرفية السنترومير كما وجدها رودز (١٩٤٠) فى الذرة ولكن وجدت حالة للكروموسومات الطرفية السنترومير يبدو أنها خالية من اللبس فى نوع معين من البروتوزوا الذى يعيش فى القناة الهضمية للنمل الأبيض آكل الخشب (كلفلند ١٩٤٩) غير أن هذه الحالات قد تمثل حالات خاصة حيث ان السنتروميرات فيها تكون غالبا متصلة بالسنتريول الطويل بصفة ان السنتروميرات فيها تكون غالبا متصلة بالسنتريول الطويل بصفة الانقسام يقرره أو يقوده انقسام السنتريول مما يتيع لها استمرار البقاء

ومن العسير بيان التركيب البنائي للسنترومير وقد وضعت تفسيرات مختلفة للمشاهدات خاصة بذلك (شكل ٥ – ١١) ، ففي الكروموسومات الجسمية يظهر السنترومير بكل بساطة كاختناق غير مصبوغ دون أى دليل مورفولوجي على وجود تركيب بنائي له ، وفي كروموسومات الدور الضام (الباكتين) في الذرة يأخذ السنترومير شكل جسم بيضي مميز غير قابل للاصطباغ ودون دلالة على تركيب بنائي , وأكبر نوعا ما في القطر عن باقي الكروموسوم (ماكلنتوك ١٩٣٣) ، وفي النباتات ذات الكروموسومات الكبيرة كالترادسكانتيا مثلا فانه يمكن رؤية السنترومير في الدور الاستوائي الميوزي أو الدور الانفصالي المبكر كحبيبة ضئيلة قابلة للاصطباغ تتصل بباقي الكروموسوم بخيوط رفيعة معطوطة وربما يرجع ذلك الى مقاومة جسم الكروموسوم لشد السنترومير له ، والحبيبة موجبة للغولجين ، ويبدو أنها غير محوطة بكأس موصلة كالتي وصفها شريئز (١٩٣٦ ، ١٩٣٩) في الحيوان البرمائي امفيوما ، ويقل قطر الجبيبة ، عند التمكن من رؤيتها ، عن هو، ميكرون وهذه الحبيبة هي التي يظهر أنها تتصل بعناصر المغزل للعمل كعضو يقود الحركة ،

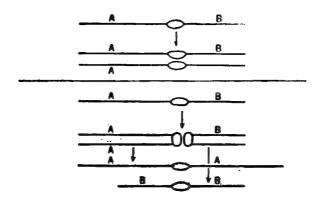
ويظهر بسنتروميرات كروموسومات الدور الفسام في السبيكيل والإجاباناس ثلاث مناطق منفصلة متميزة (شكل ٥ – ١٢) ليما دى فاريا ١٩٤٩ أ ، ١٩٥٤ ب) فتوجد على جانبي المنطقة الوسطى لييفات رفيعة يبدو أنها تشبه تلك التي تفصل الكروموميرات العادية . وفي داخل السنترومير يكون زوجان أو ثلاثة أزواج من الحبيبات منطقة كروموميرية ويفصل بعضها عن البعض الآخر لييفات أخرى تؤلف المنطقة الثالثة الميزة وتدل الحبيبات المزدوجة والتي أسماها ليما دى فاريا و بالمكرر المعكوس ، على أن السنترومير جهاز مركب وهذا استخلاص تعضده الحقيقة بأنه يمكن قصم السنترومير عرضيا مع احتفاظ كل نصف بالقدرة على بعم الحركة الانفصالية والحبيبات التي قد تتفاوت في الحجم تبدو للمشاهد أنها لا تختلف عن باقي الكروموميرات ، غير أن خواصها الفريدة تدل على أنها لابد وأن تختلف في التركيبها الكيميائي و وتكشف السنتروميرات الأخسرى ، كالموجسودة في الترادسكانتيا ، عن حبيبة واحدة في المحور الطولي (شكل ٥ – ١٢) ،

ومما يثير بعض الاهتمام أن السنترومير قد اعتبر مناظرا للسنتريول على أساس تركيبي وكذلك على أساس نظرى (شريدر ١٩٣٦ ودارلنجتون

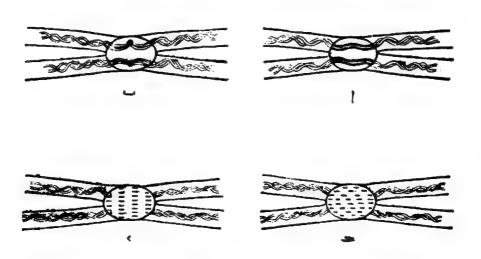


شكل ٥ ـ ٩ : أدور استوائية في خلايا أمية للأبواغ الصفيرة في نبات الشيلم مبينا الكروموسومات ١٠ والسنتروميرات الكروموسومات ٠ والسنتروميرات وسطية الموضع ٠

1977) • وهذه العلاقة التي كان أساس فرضها أولا التشابه في الاصطباغ وفي السلوك اثناء الدورة الميتوزية قد دعمها كثيرا آل بوليستر (بوليستر ١٩٣٩) • وقد كشفت دراسة الانقسام الميوزي في الاسبرم الاوليجوبيريني (غير عادي في انخفاض المحتوي الكروماتيني) في القوقع فيفيبارا مالليتس من البروسوبرانشيات (أمامية الخياشيم) عن محتوى منخفض من الكروماتين نتيجة لانحلال عدد كبير من



شكل ٥ ـ ١٠ : بيان تخطيطى لترضيح الانقسام الخاطىء للسنترومير وتوضيع أصبل نشأة الكروموسومات المتماثلة الدراعين ٠ (أعلى) السنترى الطبيعي للانقسام على مدى المحور الطولي للكروموسوم ٠ (أسفل) الانقسام العرضى للسنترومير معطيا لكروموسومين متماثلين للدواعين ٠



شكل ٥ مد ١١ : التركيب البنائي الفرضى للسنترومير في كروموسوم ذي زوجين من الكرومونيمات ٠ السنترومير مرسوم كجسم بيضاوى وعضو الحركة الأساسي مرسوم في (١) كجز منطقى محور من الكرومونيمات وفي (ب) تتصل بالكرومونيمات كرية مغزلية ٠ وفي (ب) يوجد عدد من المسلات الموجهة ولكنها مرتبة على نحو يسهل الانقسام الخاطئ على المستوى المرضى بدلا من الطولى ٠

الكروموسومات • غير أن سنتروميرات هذه الكروموسومات تبقى وتمر فى النهاية الى السيتوبلازم حيث تسلك كسنترويولات اضافية وتعمل كل منها كبلفاروبلاست يعطى خيطا محوريا مفردا •



شكل ٥ ـ ١٢ : كروموسومات تبن تركيب السنترومير (أعلى) كروموسومات الاجاباناس أمبللاتوس في الدور الضام ثم في وسط الدور التمهيدي ثم في آخره (في ترتيب تنازلي) وتظهر السنترومير الوسطية الموقع ، الدور الضام حبيبتين بينهما ليبغات دقيقة تمتد في كل من الجانبين الى باقي الكرومونيمات ويظهر حجم الكروموميرات تدرجا تنازليا من السنترومير الى النهاية (أسفل) وحدات تزاوجية ثنائية في الدور الاستوائي الأول في الترادسكانتيا تبين الكرية المفزلية ممتدة خارج اجسام الكروموسومات •

والى جانب الطراز المحدد للسنترومير الذى وصف فيما سبق ، يوجه طراز تتميز به حشرات الهيمبترا (نصفية الجناح) والهتروبترا (مختلفة الجناح) وصفه شريدر (١٩٣٥ ، ١٩٥٣) بالسنترومير المنتشر و وبالرغم من أن طبيعة التركيب البنائي له غير معروفة فان الحركة الانفصالية تحسدت بطريقة تدل على أن جميع سطح الكروموسوم المواجه للقطب قد اكتسب الوظيفة السنتروميرية مما يجعل الكروموسومات تتحرك نحو القطببحالة متوازية (شكل ٥ – ٢) ، ومن الصعب تصور التركيب البنائي لمثل هذا السنترومير ، ومع ذلك فان صحة التفسير المنتشر لا تتبين فقط من تعدد الألياف الكروموسومية التي تصل كل كروموسوم بالقطبين ولكن من الحقيقة بأنه عند انفصام الكروموسومات باستخدام أشسعة X فان كل كسرة كروموسومية ، بغض النظر عن حجمها ، تنقسم ويذهب جزء منها الى القطبين بانتظام في الدور الانفصالي وذلك خلال عدد كبير من الدورات الانقسامية للخلايا (هيوز _ شريدر وريس ١٩٤١ ، ريس ١٩٤٢ ، هيوز _ شريدر

ولقد وصف بيزا (١٩٣٩) في العقرب تيتيوس باهيانسيس سلوكا للسنترومير مشابها لما ذكر الى حد ما ، الذي اعتبر أن كل كروموسوم به سنترومير طرفي بكل نهاية وهناك سبب للاعتقاد بأن الكروموسومات في هذا الكائن عديدة السنتروميرات وليست ثنائيتها كما أنها ليست من حالات السنترومير المنتشر وذلك لأن الأنواع القريبة من هذا النوع تحتوى على كروموسومات صغيرة عديدة ولا على عدد قليل من الكروموسومات الكبيرة وكذلك فان استحداث انفصامات بأشعة للا يعطى كسرات هي نسخ من الكروموسومات الكبيرة والكروموسومات الكبيرة ولاتختلف عنها الا في صغر الحجم وفي حين اننا نتوقع المصول على كسرتين عصويتين في حالة وجود سنتروميرين طرفيين (رودز وكير المصول على كسرتين عصويتين في حالة وجود سنتروميرين طرفيين (رودز وكير المديد السنترومير الموجود في النسيج التوالدي في الاسكارس ميجالوسفالا منها للسنترومير المنتشر في الهيمبرا (نصفية الجناح) و

وقد وجدت سنتروميرات غير محددة أيضا في نبات الليزيولا بوبويها من العائلة (جانكاس) (مالهيروس، ودى كاسترو، كامارا ١٩٤٧، واسترجون ١٩٤٩ وبراون ١٩٥٤) وفي بعض الأنواع المعينة من الفطروالطحالب والجزازيات (فاراما ١٩٥٤) وليس هناك رأى قاطع فيما يتعلق بطراز السنترومير وهل هو عديد أو منتشر ويميل رودز وكير الى اعتبار أن الطراز العديد السنترومير هو أكثر احتمالا وغير أن استرجرن قد صور هذا النوع من السنترومير في مناقشة نظرية ، على أنه شريط من مادة تمتلك خاصيات السنترومير في مناقشة نظرية ، على أنه شريط من مادة تمتلك خاصيات القطبين ، وذلك حتى في حالة الحلزنة في الدور الاستوائي ويكون هذا الشريط الكروموسومية أو يتصل بها ومن الصعب تصور نظام أو الشريب بنائي يسمع بمثل هذا السلوك و

وقد اعتبر فاراما أن السنترومير المنتشر يمثل الطراز البدائي الذي انشأ منه السنترومير المحدد وربما كان مثل هذا الفرض ، على أسساس الميكانيكيات البسيطة ، منطقيا ، حيث انه يمثل نوعا من الاقتصاد المخلوى من حيث انه جهاز متخصص يقوم بوظيفة معينة ، غير أن الوجود المبعثر لحالات السنترومير المنتشر في أنواع متباعدة جدا وكذلك الحقيقة الواضحة بأن حشرات الهيمبترا وصور مثل الليزيولا تنبع من صور آكثر بدائية ذات سنتروميرات محددة تنبىء بأننا نواجه هنا حالة مشتقة وليس جهازا

بدائيا • ويزيد في تدعيم هذا الرأى ما يلاحظ من أنه في الأنواع التي كالذرة والراى قد وجد أن مناطق أخرى من الكروموسومات ، وبصفة خاصة العقد في الذرة ونهايات الكروموسومات في الراى قد تكتسب خاصة السنترومير النموذجية مما ينبيء بامكان تطور المناطق الأخرى في هذا الاتجاه • فاذا ما اكتسبت جميع الكروموميرات هذه الخاصية نتج عن ذلك حالة السنترومير المنتشر • وقد افترض شريدر (١٩٤٧) احتمال وجود طرز انتقالية تعبر الفجوة الموجودة بين السنترومير المنتشر والسنترومير المحدد ولكن لم تعرف للآن هذه الطرز على وجه التأكيد • الا اذا اعتبرنا أن الموقف في الذرة والراى يمثل هذه الحالات •

ويعتبر الطراز الكروموسومى العديد السنترومير الموجود في اسكارس ميجالوسفالا فريدا في أنه مقصور على الخلايا التي تنتهى بتكوين النسيج التوالدي و ففي الصنف يونيفالنس أوضح بوفرى أن الكروموسومينالكبيرين في الخلايا الجسمية تجرى بهما عملية اختزال في الحجم حيث يفقدان نهايتهما الشديدة الاصطباغ ويصحب اختزال الكروماتين انفصام الجزء الوسطى للكروموسومين الكبيرين الى كروموسومات عديدة صغيرة تحتفظ بشخصيتها وفرديتها خلال باقى الانقسامات الجسسية ولابد من أن يكون احتفساط الكروموسومات العديدة السنترومير بحالتهما في النسيج النوالدي يتعين بالبيئة السيتوبلازمية التي تقع فيها ويبدو أن هذه الحالة ، اذا صحتفسير الطراز الكروموسومي في المقرب كعديد للسنترومير وقد استتبت في كلا النسيجين التوالدي والجسمي و

الاختئاقات الثانوية

عموما ، تنشأ الاختناقات الثانوية التي ترى في كروموسومات الدور الاستوائي الميتوزى نتيجة لتكوين النوية (هايتز ١٩٣١) ، وتتفساه النوية في المجم خلال الدور التمهيدي لتنفصل في النهاية منالكروموسومات وتضعفي في السيتوبلازم ويوسم موقعها على الكروموسوم ببقاء المسافة التي كانت تحتلها سابقا في حالة عدم تكانف أو اصطباغ خفيف ، وما التابع الامجرد البجزء المتبقى من الكروموسوم بعد الاختناق من جهة الطرف ، وتتكون النوية ثانية عند المنطقة نفسها أثناء اعادة تنظيم النواة في الدور النهائي ، ولذلك فان هذه الاختناقات أو الأجزاء المجاورة ما هي الا مناطق خاصة أخذت

على عاتقها القيآم بوطيفة معينة •

والظاهر أن التركيب البنائي لهذه المنطقة يختلف من كائن الى آخر واحسن ما يرى في الدور الضام عندما تكون النوية كبيرة والمناطق المنظمة للنوية كما في الذرة (شكل ٢٠ – ١٤) والمديولافرجينيانا (ستيوارت وبامفورد ١٩٤٢) والطماطم (شكل ٥ – ١٣) ، يرتبط كل منها بمنطقسة هتروبكنوزية (مخالفة في التكاثف) كبيرة و ولا يظهربنفسالكروموسومات عند الدور الاستوائي الميتوزي سوى الاختناق ، حيث يختلط المنظم النويي بباقي الكروموسوم دون امكان تمييزه و لا توجد في البوليجاناتم (ثرمان سوامالينين ١٩٤٩) ، وكذلك في عدد من الكائنات الأخرى (كاوفمان ١٩٤٨) مثل هذه العقد الداكنة الاصطباغ وليس من المؤكد اذا ما كانت النويات تكونها المنطقة الكرومونيمانية داخل الاختناق أو الأجزاء المجاورة و

وقد بينت ماكلنتوك بصفة قاطعة أن العقدة الهتروبكنوزية هي المنظم النوبي حيث انه عند فصم العقدة , باستعمال اشعة X الى جرأين غير متساويين أمكن بيان أن كلا من الجزأين له القدرة على تكوين نوية , مع تكوين الجزء الأصغر للنوية الأكبر • غير أنه عند احتواء نواة البوغ الصغير على واحد فقط من الجزأين المنفصمين تتكون نوية وافية الحجم مما يدل على أنه في حين قد أمكن لمنظم واحد أن يجمع كل المواد النويية في عضو واحد فانهما عند وجود منظمين داخل نواة واحدة يتنافسان في تجميع المواد الموجودة • وقد كشف اختلاف حجم النويات عن أن المنظم السليم عبارة عن عضو مركب تتمتع أجزاؤه بمعدلات متباينة للتفاعل التنظيمي • وعند عدم وجود منظم ظهر أن كل كروموسوم قد كون قطرات شبيهة بالنويات مستمدة من المادة •

أما عن بيان وجود تنافس بين المنظمات النوبية في تجميسع المسواد المتوافرة فقد أمكن نافاشين (١٩٣٤) بيانه بطريقة بديعة ، حيث انه عند تهجين بعض أنواع الكريباس المعينة الواحد منها بالآخر فان التوابع المستمدة من أحد الأبوين تختفي في الجيل الأول الهجين . F والظاهر أنالنشاط التنافسي للمنظمات النوبية للأنواع المختلفة تتباين في قوتها • فيأخذ المنظم الأقوى على عاتقه القيام بكامل النشاط النوبي في الخلية • ولا يتكون اختناق بالكروموسوم الذي يعوى المنظم غير العامل مع غياب النوبة كما يتغير



شكل ٥ - ١٣ : كروموسومات الطماطم في الدور التمهيدي الاول الميوزي ٠ (أعلى) نواة في الدور الضام تبين تميز الكروموسومات الى مناطق كثيفة الإصطباغ وخفيفته ٠ وتظهر في بعض الكروموسومات الكروموسومات الكروموسومات الكروموسومات الكروموسوم بالذات لا يمكن تتبعه على مدى طوله الكامل ٠ وترتبط النوية بالذراع القصيرة للكروموسوم النالت ، واكن من غير الواضح في أى مناجزاء الذراع القصيرة وجود المنظم النويي (أسفل) أربعة أزواج كروموسومية ميوزية في الدور التزاوجي المتأخر تبين أن المستروميرات والمناطق الخنيفة الاصطباغ تتزاوج أولا ، بينما تتزاوج المناطق الكثيفة الاصطباغ في الدور الضام فقط ٤ كما يرى أعلاه ٠

شكله المورفولوجى فى الدور الاستوائى " فيحتوى الكريباس كابيللاريس مثلا على منظم قوى يكبت نشاط منظمات الأنواع البينا ونجلكتا وتكتورم وديوسكوريدس فى هجنة النوعية مع كل منها وبالتالى يكبت منظم نوع بافيفلورا منظم نوع كابيللاريس ولكن يتعادل الثانى مع قوة منظم نوع سيتوزا فيكون كل منهما نوية مختزلة الحجم عندما يجتمعان فى نفس الخلية ومن المكن بهذه الطريقة بيان سلسلة بديعة التدرج لقوى المنظمات وكذلك بيان امكان استعادة المنظم غير العامل لنشاطه بمجرد نقله الى بيئة أخرى اكثر توافقا معه و

وكثيرا ما تصور منطقة الاختناق بقطعها خيطا كروماتينيا ولكن يبدو الآن من دراسات ستيوارت وبامفورد (١٩٤٣) أن ما يعرف و بالاختناق ، ما هو الا صورة غير حقيقية ، على الأقل في بعض الكائنات ، حيث أن قطر هذه المنطقة لا يقل عن قطر بأقى الكروموسوم و وقد ثمت نفس المساهدات في البوليجوناتم (ثرمان ـ سوامالينين ١٩٤٩) ومن الواضح جدا أيضا أن هذه مناطق ضعف حيثما وجدت و فقد وجدت انحناءات كثيرة وبعض الاضصامات عند الاختناقات الثانوية في البوليجوناتم و هذا الى جانب تباين كبير في طول المنطقة و بسبب هذه الحصائص قد فرض ثرمان ـ سو مالينين وكذلك رزنده (١٩٤٠) أن هذه الاختناقات ذات تركيب حلزوني يشابه باقي الكروموسوم غير أن الكروماتين الموجود بها يعرض متروبكنسوزية سلبية و

وبالاضافة الى هذه الاختناقات المرتبطة بتكوين النويات قد شوهدت اختناقات آخرى فى شتى النباتات والحيوانات ، تمثل تباينا فى الحلانة أو فى محتوى الحامض النووى أو مجرد نقطة ضعف (كاوفمان ١٩٤٨) ، ولقد درس الاختناق الموجود فى الذراع اليسرى للكروموسوم الشائى للدروسوفلا ميلانوجاستر دراسة مستفيضة (كاوفمان ١٩٣٤) ، هنتون للدروسوفلا ميلانوجاستر دراسة مستفيضة (كاوفمان ١٩٣٤) ، هنتون المحدد وفى الدور التمهيدى قد يفصل جزءا الكروموسوم جميع عرض النواة الا أنه فى الدور الاستوائى تكون هذه المسافة قصيرة نسبيا ، ولا يعرف اذا كان انكماش هذا الخيط الرفيع قد تم عن طريق الحسلزنة أو عن طريق وسيلة أخرى للانكماش ،

وقد امكن استحداث اختناقات ثانوية أخرى باستخدام درجات العرارة المنخفضة وقد افترض دارلنجتون ولاكور (١٩٢٨ ، ١٩٢٨) وهما أول من بين هذه الظاهرة في الثريليوم أن هذه المناطق مراكز للهتروكروماتين وهي لا يمكنها تحت هذه الظروف تخليق الحامض النووي بنفس كفاءة اليوكروماتين المجاور و ونتيجة لذلك تظهر المقاطع المخالفة سلبية الهتروبكنوزية أي كمناطق خفيفة الاصطباغ وتنشأ عن ذلك فجوات تبدو كاختناقات وسنبحث هذا الموضوع بحثا أعم في جزء قادم من هذا الباب و

الحبيبة الطرفية

ينتهى الكروموسوم عند كل من طرفيه بجسم يعرف و بالحبيبة الطرفية ، وهو اصطلاح وضعه مولل (١٩٣٨) للدلالة على فرادة هذا الجزء من الكروموسوم ولا تقبع هذه الفرادة في أى خاصية مورفولوجية معينة واضحة الرؤية حيث ان نهايات الكروموسومات تتباين كثيرا في مظهرها والكروموسومات الميوزية للطماطم مثلا (شكل ٥ – ١٣) تنتهى جميعا بحبيبات طرفية مميزة (تيلوكرومومير طبقا لتسمية براون ١٩٤٩) في حين أن كروموسومات الشيلم (الرأى) أو الاجاباناس أو النرة الرفيعة تستدق الى نهايات شبحية (شكل ٥ – ١٢) وتنتهى الكروموسومات الميتوزية للأنواع الله بطريقة متماثلة فلا تعرض أى منها خصائص تركيبية خاصة و

وتنحصر فرادة الحبيبة الطرفية في سلوكها الميز حيث ان النهاية السليمة للكروموسوم لا تشترك في التحامات ثابتةمع باقي أجزاء الكروموسوم كما أن فقد الحبيبة الطرفية يضفي عدم استقرار للكروموسوم الذي كانت تتصل به ويعزى عدم الاستقرار هذا الى الحقيقة بأن الأطراف الحديثية الانفصام من الكروموسوم تكون في حالة عدم تشبع أى انها تتحد مع الأطراف المنفصمة للكروموسومات الأخرى أو اذا كان الكروموسوم مزدوجا طوليا فان الطرفين المنفصمين للكروموسوم يلتحم أحدهما بالآخر وقد تلتئم أحيانا أطراف الكروموسومات المنفصمة ثم تحذو سلوك وتركيب الحبيبة الطرفية وغير أن جميع الأدلة التجريبية عن الكروموسومات المنفصمة تدل على أن هذه الظاهرة نادرة نسبيا و

وتنميز أيضا الحبيبات الطرفية بأنواع أخرى من السلوك ، فعن

طريق انجذابها الى الغشاء النووى بالقرب من السنتروسوم ، يؤدى هذا الى استقطاب واضح للكروموسومات (مرحلة الباقة) خلال الدور التمهيدى الميوزى (هيوز ــ شريدر ١٩٤٣) وفي نفس المرحلة من الانقسام ، في ذبابة الهابروبوجون ، يبدو أن هناك تجاذبا بين السنتروميرات والحبيبات الطرفية (ريباندز ١٩٤١) ، كما يبدو أنه يمكن للحبيبات الطرفية في الشيلم أن تقوم بوظيفة السنتروميرات ، كما لوحظ أن الحبيبات الطرفية قد تعرض كلا النوعين من التزاوج (التلاصق) النظيرى وغير النظيرى ، أما طراز التزاوج من نوع و اللمس ثم الافتراق ، الذي وصفه شريدر (١٩٤٠) فهو من النوع النظيري في حين أن التلاصق الطرفي للحبيبات الطرفية في كروموسومات الغلد اللهابية في الدروسوفلا فيبدو أنه غيرنظيري على الرغم من أنه في نفس الوقت غير عشوائي (هنتون ١٩٤٦ ، ووارترز وجريفين ١٩٥٠) ، الأجزاء ولكنها تفيد فقط في تأكيد فرادة الحبيبة الطرفية كجزء تركيبي في بناه الكروموسوم ،

سبقت الاشارة الى أن الحبيبات الطرفية لا تلتحم بصفة دائمة مسع الحبيبات الطرفية الأخرى أو مع الأجزاء الأخرى من الكروموسوم ، غير أنه يوجد استثناء واحد لذلك ، اذا اعتبر استثناء ، فالكروموسومات المركبية الموجودة في النسيج التوالدي للدودة الأسطوانية الاسكارس تتكون من عدد من الكروموسومات الصغيرة تتحد نهاية كل منها بنهاية الآخر (حبيبة طرفية يحبيبة طرفية) ولا تنقسم هذه الكروموسومات المركبة الى الأجزاء المكونة لها الا في الخلايا الجسمية ،

اليوكروماتين والهتروكروماتين

كثيرا ما ذكرت الحقيقة بأن الكروموسومات تتكسون من نوعسين من الكروماتين : اليوكروماتين والهتروكروماتين (شكلا ٢ ــ ١٤ و ٥ ــ ١٣) و ويحتوى النوع الأول على طراز الجينات التي تعرض السلوك المندلي (نتمندل) بينما يعتبر الأخير عموما خاليا من الجينات بمعناها المعتاد •

وقد أجرى أول تمييز بين النوعين على أساس سيتونوجى حيث

اصطبغت كروموسومات معينة أو أجزاء من كروموسومات ، في نويات الدور البيني أو الدور التمهيدي بشدة في حين أن الكروموسومات الأخرى في نفس الخلية قد أصطبغت بخفة أو لم تصطبغ بتاتا • وقد وصف هايتن (١٩٢٨ ، ١٩٢٩) لأول مرة هذا الكروماتين المبكر في تفاعله في الحززيات الكبدية وأفرد لها الكلمة هتروكروماتين (الكروماتين المخالف أو المغاير) ليأخذ مكان المصطلح الأول بروكروموسوم (بادي الكروموسوم) وفي حالات التكاثف المتباين في جزء من الكروموسوم فقط فان هذه الأجزاء أما أن تكون مستطرفة الموقع واما أن تكون مجاورة للسنترومير مباشرة • ففي كروموسومات الدروسيرا نجد أن الأطراف هتروكروماتينية في حين أنها في الدروسوفلا والفول والأنوثيرا والطماطم في المناطق السنتروميرية • وفي الحالات التي تكون فيها الكروموسوم بأكملها هتروكروماتينية فانها تكون عادة الكروموسومات المتصلة بالجنس مثل كروموسومات ٢ في كثير من الحشرات وكروموسومات X في أنواع كالدروسوفلا ميلانوجاستر وهي حقيقة جعلت الباحثين الأول يعتقدون أن للهتروكروماتين علاقة بالجنس (هيتز ١٩٢٨) • وليس من الممكن تمييز مثل هذه الكروموسومات , أو أجزاء الكروموسومات من الأخرى اليوكروماتينية في الدور الاستواثى • غير أنه في بعض الكائنات مثل النطاط میکوستینص فان کروموسوم X قد یعرض هتروبکنوزیة سلبیة فیکسون أقل اصطباعًا من الأوتوسومات (هوايت ١٩٣٦) • ويظهر أن الفرق بين اليوكروماتين والهتروكروماتين من الناحية الكيميائية كمي وليس نوعيا حيث أن الأخرر يكون و مغلفا ، نوعا ما باستمرار وبكثافة بالحامض النووي في حن أن الأول يختلف في ذلك مع دورة الخلية • وقد بين كولمان (١٩٤٣) فيما يتعلق بالكروموسوم X في مستقيمة الأجنحة أن التكاثف المتباين هو نتيجة لحلزنة الكرومونيمات بحالة وثيقة في الوقت الذي تكون فيه الاوتوسومات غير محلزنة نسبيا ٠ وقد قبل ريس (١٩٤٥) هذا الرأى ومده ليشمل جميع المقاطع الكروماتينية المتباينة الاصطباغ • وعلى هذا يمكن أن يعزى الفرق بين الطرازين الى تباين تفاعلى في الحلزنة بدلا من تباين في كميات الحامض النووي ٠

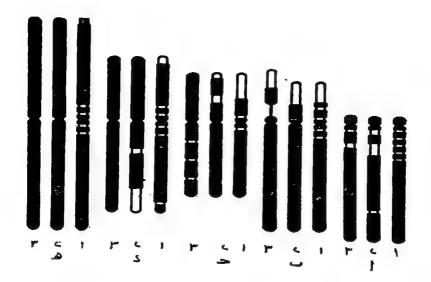
وقد تبین أن الرأی المبکر فی أن الهتروکروماتین غیر فعال وراثیا ، لم یکن الا مبالغة فی تبسیط الموضوع ، حیث لا یمکن بکل تأکید اعتبار الکروموسوم X فی مستقیمة الأجنحة خالیا من التأثیر الوراثی ، وحتی الکروموسوم Y فی الدروسوفلا میلانوجاستر ، فبالرغم من أنه وراثیا

غير فعال باستثناء بعض اليلات الجين قصير الاشواك (ff) الذي يحمله ، فان هذا الكروموسوم ضروري لخصوبة الذكر وعيل عند وجوده في الأنثى الى تثبيت جينات معينة غير مستقرة (شولتز ١٩٤٧) • ولقد استبدل تدريجيا الرأي الحاص بعدم الفعالية باآراء أخرى تعتبر أن للهتروكروماتين شأنا اما في الأيض الكروموسومي واما في تعديل العمليات التي تحكمها الجينات اليوكروماتينية (مآذر ١٩٤٤ وبونتكورفو ١٩٤٤) أو في تخليق الحامض النووي أو في نقل الطاقة أو المواد عند الأغشية النويية أو النووية (فاندرلين المجود وهاناه ١٩٥١) • وحيث أن هذا الموضوع يتشابك تماما مع العلاقات بين الجين والكروموسوم فان مناقشته على وجه أوسم ستؤجل الى باب قادم •

من المكن بيان أن الهتروكروماتين مختلف مورفولوجياعن اليوكروماتين وذلك تحت مختلف الظروف الطبيعية والتجريبية فتعرض لويات الدور البيني الميتسوزية هتروكروماتينسا من النسوع الغا لهنهايين ألله في في الكروموسومات الميتوزية في الدور الاستوائي في الدروسوفلا ميلانوجاستر لا يمكن بسهولة ادراك فروق ولكن نجد في نويات الغدد اللعابية أن ثلث الكروموسوم X القريب من السنترومير وجميع الكروموسوم - Y والمناطق السنتروميرية للكروموسومين الثانى والثالث كما يقدر من طولها الميتوزى ، قد اختزل في كتلة مشتركة هي الكروموسنتر أو المجمم الذي يمكن تمييز عدد قليل نسبيا منالشرائط الضئيلةالصبغة بها (متروكروماتين بيتا لهايتز) • وهناك نوع ثالث من الهتروكروماتين هو المفروض وجوده في يوكروماتين كروموسومات الدروسوفلا ميلانوجاست حيث يوجد على هيئة شرائط فردية أو على هيئة كتال من المادة • وهو لا يمكن تمييزه سيتولوجياً من اليوكروماتين ولكن يستنتج وجوده من الحقيقة في أنه يسلك سلوكا مشابها لهتروكروماتين بيتا في عرض معدل عال للانفصام عند تعريضه لأشعة 🄏 ولزوجة وتلاصق مع مناطق هنروكروماتينية معروفة ، ومقدرة على اضفاء تباين في التعبير المظهري للجينات اليوكروماتينية (هاناه ١٩٥١) •

وقد أمكن بيان أن تباين اصطباغ الهتروكروماتين في كروموسومات الغدد اللعابية يتوقف على موضعه في الكروموسوم وكذلك على البيئة النووية العامة (شولتز ١٩٤١) • وفي الدروسوفلا باليدبينيس تظهر بعض شرائط كروموسومات الغدد اللعابية يوكروماتينية في بعض الخلايا وهتروكروماتينية في البعض الآخر (دوبزانسكي ١٩٣٤) • كما بين أيضا جايتلر (١٩٣٩)

أن الكروموسسوم X فى راكب المساء « جديس » يظهر فسى الخسلايا الجسمية اما يوكروماتينى أو هتروكروماتينى • وقد وجدت حالة مماثلة لجموعة كروموسومية أحادية كاملة (شريدر ١٩٢٩ ، هيوز ـ شريدر ١٩٣٥)



شكل ٥ ـ ١٤: تشيل تخطيطى متناسب لحجم وموضع المناطق المخالفة فى الاصطباغ (متروكروماتين) فى الكروموسومات الحمس الميتوزية فى المجموعة الأحادية للتريليوم عندما يجرى الانقسام الميتوزى على درجات منخفضة للحرارة ١٠ (١) ت ١٠ آديكتم (٢) ت ١٠ جرائديفلورم (٣) ت ١٠ أنديولاتم ١٠ وتدل الحروف على الكروموسسومات المختلفة فى المجموعة الأحادية المناطق المخططة عرضيا تظهر نادرا فقط ، وذلك حتى تحت طروف الحرارة المنخفضة ١٠

وعلى ذلك فان الهتروكروماتين يبدو أشد تباينا الى درجة كبيرة في تعبيره السيتولوجي من اليوكروماتين • وقد اتضح حمدا من الدراسات التجريبية ، فالمعاملات الطويلة بالبرودة (صفر م) للخلايا الميتوزية كشفت في التريليوم عن مقاطع هتروكروماتينية لا يمكن اكتشافها طبيعيا (شكل ٥ – ١٤) (دارلنجتون ، لاكور ١٩٣٨ ، ١٩٤٠ ، وكالان ١٩٤٢ ، ويلسون بوثرويد ١٩٤١ ، 1٩٤٤) • وقد فسر دارلنجتون ولاكور هذه الظاهرة بأن فرضا أن كميات الحامض النووى التي تتكون على درجات الحرارة المنخفضة تصل الى حدها الأدنى وأن اليوكروماتين يكون آكثر نجاحا في التنافس في المصول عليه تاركا بذلك الهتروكروماتين ناقص السحنة منه • غير أن

4/ 1/2 x

ويلسون وبوثرويد اعتبرا أن التباين في التعبير ، وهو غير ثابت من خلية الى أخرى ، يتعلق بدرجة الحلزنة حيث أن الهتروكروماتين يوجد في حالة اقل انكماشا من اليوكروماتين ولا يمكن بسهولة تقرير ما اذا كان هذا التباين في الانكماش له اتصال بالتغير في علاقات الحامض النووى • غير أن ليفان (1927) بين أنه من المكن اكتشاف الهتروكروماتين في كروموسومات الدورين الاستوائي والانفصالي في البصل عن طريق تباين الاصطباغ ويستخدم التكنيك معاملات سبقية لتثبيت الاطراف الجنرية بمحلول ١٠٠٥٠ نترات الزئبقيك • وهذا ينبى عن وجود اختلاف في التركيب الكيميائي بين الهتروكروماتين واليوكروماتين •

طرز خاصة من الكروموسومات

كانت المناقشة السالفة فيما عدا قليل من الاستثناءات ، تتستعلق بمورفولوجيا طراز الكروموسوم الذى نشاهده عادة فى الخلايا الميتوزية أو الميوزية و غير أنه مازالت توجد صور أخرى لنفس هذه الكروموسومات وكذلك لكروموسومات اضافية مجهولة الاصل و ومن هذه الكروموسومات المركبة التي توجد في النسيج التوالدي للأسكارس وقد سبق ذكرها وليس هناك حاجة الى مزيد من المناقشة الا بعد ممالجة موضوع استبعاد الكروماتين في باب قادم و أما الكروموسومات الفرشائية في الخلايا الأمية البيضية للحيوانات الفقارية ، والكروموسومات العملاقية في خلايا الفند اللعابية في ذات الجناحين ، والكروموسومات الاضافية التي توجد في كلتاً المملكتين النباتية والحيوانية ، فان هذه جميما تتطلب معالجة تفصيلية و

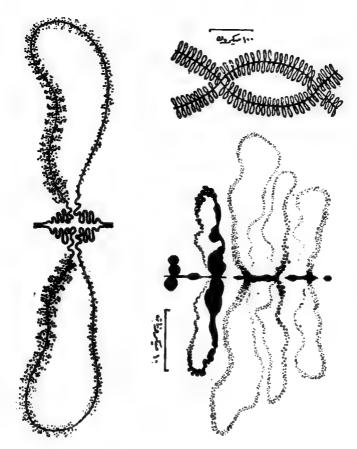
الكروموسومات الفرشائية

تعطى الكروموسومات الميتوزية فى جميع مجموعة الحيوانات الفقارية عند فحصها فى الخلايا التى يجرى بها الانقسام الصورة السيتولوجية العادية (لمراجعة مستفيضة انظر ماتاى ١٩٤٩) • ولكن فى الخلايا الأمية البيضية التى فى مرحلة التكوين فى الحيوانات الفقارية والتى يكون فيها البيض ملى بالمح يجرى تغير ملحوظ بنفس الكروموسومات خلال الدور الانفراجي يتميز

بزيادة فائقة في الطول وفي مظهر الشعيرات أو الثنيات الجانبية المشععة والتي تبدو كأنها ناشئة من الكروموميرات (شكلا ٥ ــ ١٥ ، ٥ ــ ١٦) ٠ وقد توجد كروموسومات من طبيعة مماثلة في الخلايا الامية للاسسبرمات لبعض الحيوانات اللافقارية (ريس ١٩٤٥) • ولكن أحسن دراسة لهذه الكروموسومات كانت في سمك القرش وفي الطيور وفي البرماثيات (دوريي ١٩٤١ ، ١٩٥٠ ، وجول ١٩٥٢ ، ١٩٥٤ ، ١٩٥٦ ، والفرت ١٩٥٤) • ففي الضفدعة مثلا وفي المرحلة التي يقارب فيها حجم البيضة أثناء نموها النصف. يمكن تمييز أزواج الكروموسومات الثلاثة عشر كل على حدة , فيعرض كل زوج منها عددا ثابتا نسبيا من الكيازمات ، وطابعا خاصا مميزا للكروموميرات ولكن ليس بالضرورة ثابتا ، وطولا ثابتا نوعا ما ٠ وفي هذا النوع بالذات قد تبقى أزواج الكروموسومات في هذا الاتحاد التلاصقي لمدة سنة أو أكثر تبلغ فيها عند وقت أقصى الامتداد طولا هائلا يتراوح من ٨٠٠ الى ١٠٠٠ ميكرون للكروموسوم • أما في السلامندر فأن أزواج الكروموسومات الاحدى عشرة تتراوح من ٣٥٠ الى ٨٠٠ ميكرون في الطول ومجموع كلي يبلغ ٩٠٠ ميكرون عند فترة أقصى الامتداد (جول ١٩٥٤) • فهي على ذلك تصبح أطول ثلاث مرات تقريباً من أطول كروموسومات للغدد اللعابية في ذات الجناحين ﴿

وتبعا لدوريى ، فان كل كروموسوم يشبه اسطوانة مفردة من البلاستيك حيث ترقد فيها الحبيبات الصبغية في مواقع معينة ، ويبلغ عدد هـــنه الحبيبات في الوحدة الثناثية من ١٥٠ الى ٢٠٠ وهي عموما مزدوجة الا أنها ليست دائما كذلك ، ويوجد حجمان من الحبيبات ، الأصغر وهو الكروميولات والأكبر وهو الكروموميرات ، وهذه الأخيرة تكون بيضية المظهر كما لو كانت مضغوطة داخل مادة مغلفة ، وهذه الأخيرة أيضا هي التي تخرج منها الثنيات الجانبية لتعطى مظهر فرشاة المصباح المميز لها ،

وتدل دراسة الحلية الأمية البيضية النامية على أن الثنيات تزداد فى العدد وفى الحجم وتصل الى حدها الأقصى فى الدور الانفراجى ثم تتناقص وتختفى مع تقدم الانقسام الميوزى نحو الدور الاستوائى وينشسا من الكروموميرة الواحدة من واحدة الى تسع ثنيات ، ومع أن طول كل الثنيات يتباين فيما بينها فان متوسط طول الواحدة منها فى الضفدعة ٥ر٩ ميكرونات، بينما الموجود منها فى السلامندر أطول من ذلك حيث يصل البعض منها لى ٢٠٠٠ ميكرون وقد يحدث نقص فى عدد الثنيات عن طريق انحلالها وليس عن طريق امتصاصها ثانية داخل الكروموميرات وعلى هذا الأساس



شكل ٥ ـ ١٥: تمثيل تخطيطى للكروموسومات الفرشائية فى السلامند ، تريتيووس فريديسنس ٥ (أعلى الى اليمين) وحدة ثنائية يصل الكروموسومان النظيران عن طريق كيازمتين وتبين ترتيب الثنيات فى أزواج ٥ (أسفل الى اليمين) منظر نصف تغطيطى لجزء من كروموسوم مفرد يبين التباين الموجود فى مورفولوجيا الثنيات والكروموسومات ٠ ويلاحظه أن الثنية فى تركيبها تكون دائما أكثر كثافة فى جانب منها عن الجانب الأخر ٠ (الى اليساو) التركيب البنائي المرضى للكرومومير وثنياتها المتصلة بها (جول ١٩٥٦) ٠

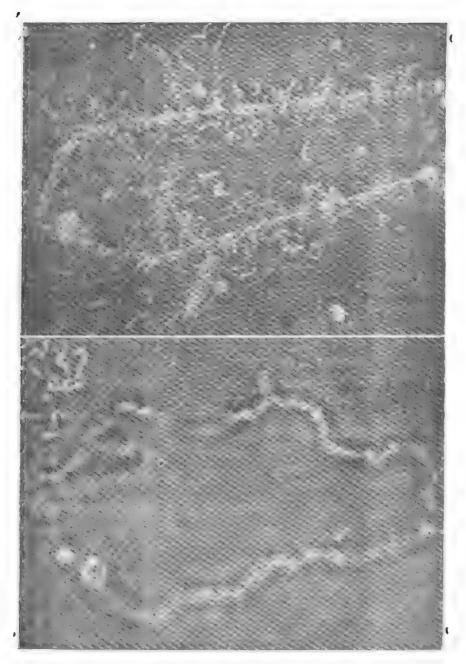
تعتبر الثنيات أنها مواد كروماتينية ، تخلقها الكروموميرات لتستخدمها فيما بعسد الخلية الأمية البيضية النامية وليست أجزاء أساسية من الكرومونيمات مرسلة في صورة حلزون كبير ، كما اقترح ريس (١٩٤٥) ، ونظرية دوريي الفرضية ، عن التخليق الجانبي ، تؤيدها الحقيقة بأن مط الكروموسومات بوساطة المعالجة المجهرية بالابر أو انكماشها عن طريق ايونات الكالسيوم ، لا يتسبب الا في اختفاء الثنيات أو قلقلتها ، وكذلك فأن انحلال

الثنيات الى حبيبات ملونة باستعمال مختلف من المواد لا يؤثر فى سلامة الكرومونيمات • غير أن جول (١٩٥٦) قد بين عن طريق المجهر الالكترونى وبوجه قاطع أن الثنيات جزء من الكرومونيمات وأن اختفاها الظاهرى يعزى الى أنها تتخلص قبل الانكماش من تغليفها بالحامض النووى • ونتيجة لذلك يجب أن يقاس طول الكروموسوم المفرد بما فيه الثنيات بالمليمترات وليس بالميكرونات •

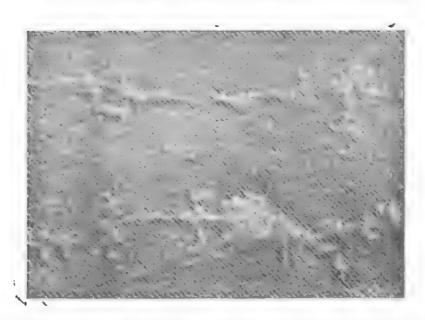
ويظهر أن كل واحد من الكروموسومات الفرشائية في الخليسة الأميسة البيضسة للبرماثيات يتكون من كرومونيما واحدة بالرغم من أن الحقيقة الواقعة بوجود كيازمات تنبىء بازدواج أساسى للتركيب وبالرغم من أن جول (١٩٥٤) قد اقترح نظاما يمكن أن تنشأ به الكيازمات بين النظيرين غير المنشقين ، وهكذا لا يحدث تعارض مع الدليل المشاهد ، فان دراساته بالمجهر الالكتروني تدل بوضوح على أن الكروموسوم منشق (جول ١٩٥٦) ،

وتتمتع الكروموسومات برجوعية ملحوظة حيث انه من المكن ، في الحالة الحية وباستعمال الابر المجهرية ، مط الكروموسومات بما يعادلطولها الأصلى عدة مرات قبل أن تنقطع ، وعند الكف عن الشد تستعيد ثانية طولها الطبيعي دون أي امتداد ، وفي احدى الحالات ، شد نفس الكروموسوم ١٢٥ من المرات الى أكثر من ١٠٠٪ من طوله الاسترخائي دون حدوث انفصام أو تغير في التركيب ، كما أمكن أيضا ، بوسائل كيميائية ، جعل الكروموسومات تنكمش الى خمس طولها العادى وذلك دون مشاهدة طيات حلزونية مرئية يمكن بها تعليل استطالتها أو انكماشها ، وخلال جميع هذه المعاملات تبقى الكروموسوم كما لا تنقد الكيازمات في مواضعها فلا تتغير على مدى طول الكروموسوم كما لا تفقد الكروموسوم كما لا تفقد الكروموسوم ألى البعض منها قد يدمج في البعض الآخر عند الانكماش ، وعلى ذلك فانه يبدو أن خاصية المط أو الانكماش تقع في أجزاء الكروموسوم التي تكون بين الكروموميرات ، وهي خاصية توجد أيضا في كروموسومات الغدد اللعابية ،

أما الثنيات الجانبية المتدة من الكروموميرات فهى آكثر رهافة حيث انها تنفصم اذا مطت الى أكثر منه 0% من طولها • غير أنه تحت ظروف معينة تنفتح الكروموميرات لتكشف أن الثنيات هى جزء أساسى من الكرومونيمات (جول ١٩٥٦) • ويعطى الشكل (٥ _ ١٥) تفسير جول للنركيب البنائى للكرومونيمات فى السلامندر •



شكل ٥ ـ ١٦ : الكروموسومات الغرشائية في البريصة (السلامندر) تريتيورس فيريديسس، (اعلى الى اليسار) صورة فوتوغرافية بجهر تباين الطور الضوئي لجزء (حوالي ١٩٠ ميكرونات) من



وحدة تنائية تبني تعدد التنيات ووجود كيارما عند يسي الحيط السفل • (اسفل الى اليسار) •
صورة فوتوغرافية بسجهر تباين الطور الفسوئي لزوج من التنيات المسلاقية ، كل منهما بطول
٩٠ ميكرونا تقريبا ، وتمتد من المحور الرئيسي للكروموسوم • (احدى التنيتين الى اليمين ، وتوعا
مُا غير واضحة التبثير) • (الى اليمين) صورة بالمجهر الالكتروني لجزء من الثانية بعد الهضم بالببسين
والتظليل بالكروميوم (السنتيمتر يساوى ١٠٣ من الميكرون تقريبا) •

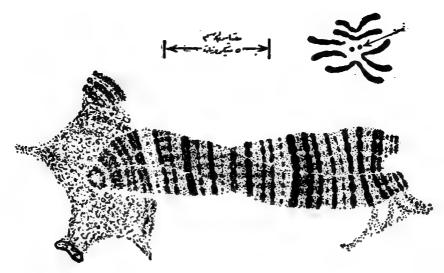
ويتبع تكوين النوية في الكروموسومات الفرشائية طابعا غير عادى ، حيث نجد عددا من النويات قد يصل الى الآلف تسبع حرة في بلازما النواة ، وكما في معظم الكائنات . يظهر أن النوية تنشأ من مواضع معينة ولكن بدلا من أن نجد أن الكروموسوم العادى أو الزوج الكروموسومي يعطى نوية واحدة أثناء الدورة الميتوزية أو الميوزية ، فأن الكروموسوم البرمائي الخاص بالنوية يعطى موجات من النويات التي تنفصل وترحل الى الغشاء النووى تبعا لرأى دوريي وفي النهاية تمر الى السيتوبلازم وقت التبويض ، وقد تشكك البعض فيما يتعلق بمرور هذه الأجسام خلال الغشاء النووى وليس من المفهوم معنى هذه الظاهرة ، وليس من الواضع كذلك تناظر هذه النويات مع الطراز العادى الميتوزى أو الميوزى ولكن حيث ان النويات غنية في البروتينات والحامض النووى الريبوزى فان اضافتها الى السيسوبلازم أثناء عملية تكوين البيضة يوقر مصدرا لمواد مختلفة مهيأة لاستعمالها في النمو ،

كروموسومات الفدد اللعابية

يعزى الفضل عموما الى بالبيانى فى سنة ١٨٨١ لاكتشافه الكروموسومات العملاقية فى خلايا الغدد اللعابية فى أنواع ذات الجناحين الا أنه لم تدرك أهميتها الوراثية السيتولوجية الا بعد ذلك بسنوات عديدة ، عندما أشار كوستوف (١٩٣٠) الى التشابه بين تركيبها ذى التقليم الشرائطى والترتيب الطولى للجينات على الكروموسومات و وبعد أن أرسى بينتر (١٩٣٣ و ١٩٣٤) ومايتز وباور (١٩٣٣) الحقيقة بأن كلا من الكروموسومات المرئية يتكون فعلا من كروموسومين نظيرين فى حالة تلاصق وثيق ومنذ ذلك الوقت مكن استعمال همذه الكروموسومات العملاقية باحثى الورائة السيتولوجية من أن يبلغوا درجة من الدقة لم تكن تعتبر ممكنة عندما لم يكن يتوافر للدراسة غير الكروموسومات الميتوزية والميوزية والمي

وكروموسومات الغدد اللعابية هي آكبر الكروموسومات المعروفة التي تتوافر للدراسة الوراثية السيتولوجية بكل سهولة ويصل طولها في الدروسوفلا ميلانوجاستر ، في الطور اليرقى الأخير (الانسلاخ الثالث) حوالى ١٠٠ مرة من طول الكروموسومات الميتوزية في الدور الاستواثي والتي يصل طولها الكلي حوالى ٥٧ ميكرونات (شكل ٥ - ١٧) ، ويصل طول هذه الكروموسومات في مجبوعة , بعد تحضيرها وتفريدها بطريق تكنيك اللطيئة الذي يستعمل عادة الى ١١٨٠ ميكرونا (بردجز ١٩٣٨) ، وقد وضعت اعادات القياس التي تلت الطول الكلي قرب ٢٠٠٠ ميكرون (بردجز رجد ١٩٤٢) ، وفي الكيرونومس وهو جنس آخر من ذات الجناحين يصل قطر زوج متلاصق من الكروموسومات الى ٢٠ ميكرونا والطول الى ٢٠٠٠ ميكرونا (برمان ١٩٥٢) ، وهناك جنس آخر قريب رينكوسيارا ، كروموسوماته آكبر من ذلك (بافان وبريور ١٩٥٢) ،

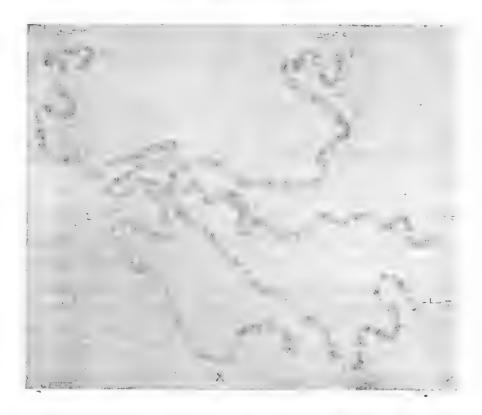
على أنه توجد خاصيتان أخريتان أكثر أهمية من الحجم ، تعرضهما دائما هذه الكروموسومات العملاقة • أولاهما ، أن الكروموسومات النظيرة تظهر طرازا من التلاصق لا يقل في وثاقته عنالتلاصقالذي تتميز بهالكروموسومات الميوزية في الدور الضام • وثانيتهما أن الكروموسومات تعرض طابعاً مميزا من الشرائط والأقلام العرضية التي تتكون من تبادل مساحات قابلة للصبغ وغير قابلة له • وتختلف هذه الشرائط في السمك وفي بعض الخصائص التركيبية الأخرى بطريقة تصل في نوعيتها الى درجة أنها تسمع بوضع



شكل ٥ ـ ١٧ : الكروموسوم الرابع في الدروسوفلا ميلانوجاستر كما يظهر في خلايا الندة اللعابية وفي الحلايا التناسلية (أعلى الى اليمين ومشار اليه بسهم) • وكتلة المادة الموجودة عند الطرف الأيسر للكروموسوم الرابع هي الكروموسنتر أو المجمع الذي يتصل به ايضا باقي الكروموسومات • مقارنة الكروموسومين ، في الحلايا التناسلية وفي الفدة اللمابية ، تعطينا ما يدل على التفصيلات الفنية التي يمكن الحصول عليها من هذه التراكيب العملاقية •

خرائط دقیقة لکل کروموسوم علی مدی طوله الیوکروماتینی ولم تدرك اهمیة السلوك التلاصقی و توعیة الشرائط الا بعد أن تحقق أن التلاصق هو طاهرة تلاصق بین الشریط و نظیره المقابل مما یسمع بكثیر من الشذوذات الصغیرة التی قد تطرأ علی الترکیب الداخلی للکروموسومات والتی قد تمر دون ادراك فی الکروموسومات الصغری و ومع الادراك الكامل فیما بعد بامكان تعریف مواقع جینیة معینة و ربطها مع شرائط معینة سنحت الفرصة لاجراء بحوث آكثر دقة عن العلاقة بین الجین والکروموسوم و

وفي الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يظهر بنواة خلية الغدة اللعابية خيط قصير وخمسة خيوط طويلة تتشعع من كتلة واحدة عديمة الشكل نوعا ما هي الكروموسنتر (المجمع) (شكل ٥ - ١٨) • وقد عرفت هذه الخيوط كالتالى : الخيط القصير ويتكون فقط من عدد قليـــل من الشرائط يؤلف الكروموسوم الرابع الضئيل ، ويكون أحد الحيوط الطويلة الكروموسوم X، والاربعة الباقية هي أذرع الكروموسومين الطويلين الثاني والثالث وجميعها



شكل • $_{\rm L}$ 10 كروموسومات الغنة اللمابية في أنثى الدروسوفلا ميلانوجاستر تبين الكروموسوم $_{\rm L}$ واذرع الكروموسومين الاوتوسومين ($_{\rm L}$ يسيار $_{\rm L}$ يسيار $_{\rm L}$ يسين) والكروموسوم الرابع المشير العند المجموعي الثنائي موجود ولكن الكروموسسومات النظيرة في حالة تلامن وثيق •

تتحد معا عند مناطقها السنتروميرية في المجمع أو الكروموسنتر وكان الفشل في البداية في تعيين موضع الكروموسوم آ ، في التحضيرات اللطيئية لليرقات الذكرية , ينتج من الواقع بأنه بالرغم من الحجم الميتوزي الكبير لهذا الكروموسوم فانه يمثل فقط في هذه الخلايا بعدد قليل من الشرائط الخفيفة الاصطباغ المطمورة في المجمع (بروكوفيفا – بلجوسكايا الشرائط الخفيفة الاصطباغ المطمورة في المجمع يمثل اندماج كل أو معظم المناطق الهتروكروماتينية لجميع الكروموسومات وحيث ان الكروموسوم المناطق الأربعة الأخسري لها

مناطق متروكروماتينية بجوار سنتروميراتها فأن اتحادها يعطى التجمسع الحاص المعيز الذى يرى فى خلايا الفند اللمابية • ولا تعرض الأجنساس كرونومس وكامتوميا (شكل ٥ ـ ١٩) وسيارا وهى متصلة القسرابة بالدروسوفلا مئل هذا التجمع للكروموسومات بالرغم مناحتواء كروموسومات هذه الكائنات أيضا على مناطق متروكروماتينية •



شكل ٥ ـ ١٩ : كروموسومات الفنة اللمابية في توع الكامتوميا من ذات الجناحين و العطيت الكروموسومات حروفا حيثها اتفق ١ الكروموسوم جد هو الكروموسوم النوية وكون عند الانتفاخة) ١ ويعرف د بالكروموسوم العريض وهو اقصر جدا أو اعرض واكثف جدا في شدة الاصطباغ من الكروموسومات الثلاثة الأغرى ١

ومن حيث التركيب البنائي تمثل كروموسومات الغدد اللعابية لغزا (الفرت ١٩٥٤) • فليس من المكن بسهولة تفسير الطول الهاسائل للكروموسومات على أساس مجرد حل حلزنة الكروموسومات الميتسوزية وانبساطها • ويبدو أنه لابد من وجود زيادة فعلية للطول الاجمالي الي جانب عملية حل الحلزنة ولا يعرف ما اذا كان التركيب الجزيئي للكروموسومات من ينبسط ليزيد من طولها • ومن المكن تتبع تكوين هذه الكروموسومات من الكروموسومات الميتوزية العادية المظهر (بوك ١٩٣٧ ، وكوبر ١٩٣٨ ، وبينتر

الى درجة كبيرة فى الرأى عن الاحداث التى تجرى الى مرحلة معينة فتتكون الكروموسومات قبل التلاصق من أربعة خيوط واضحة التحديد كروموميية المظهر • ومع تقدم التلاصق تنمو الكروموسومات فى القطر وفى الطول وفى نفس الوقت يلتف كل منها حول نظيره فى التلاصق فى التواء نسبى • ويقف اتفاق الرأى عن التركيب البنائي لها عند هذه النقطة • ولقد اقترحت عدة فروض نظرية لتفسير مورفولوجيا الكرموسومات التامة الانبساط •

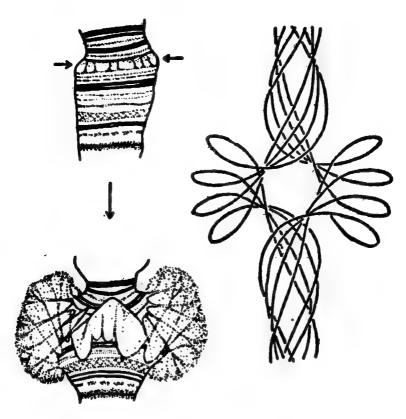
ويعتقد بينتر (١٩٤١) أن زيادة القطر يعازى الى تزايد حجم الكروموميرات و (من المحتمل) باستمرار تضاعف الكروموسومات الفردية ولكن دون انفصال الكرومونيمات الفردية وحكذا في خلال مراحلالتكوين تصبح الكروموميرة مكونة من عدد من الكروموميرات الصغيرة وتتبين عند فصلها بالشد و فعظهر الشرائط الملونة العرضية هو نتيجة تزايد حجم الكروموميرات وتضاعفها وعدم انفصال الكروموميرات النظيرة وعسسل مذا يصبح الكروموسوم عديد الخيوط أو بوليتينياو لكن تبقى الكرومونيمة الفردية غير مرثية وقد يصل عددها طبقا لبينتر الى ١٠٢٤ كرومونيمة ويقدر برمان (١٩٥٢) أن عملية البوليتينى تصل الى ١٦٠٠٠ في درجة ارتفاعها ، في حين تضع الدراسات الكيميائية هذا العدد عند ١٩٥٠ (كيرنيك ومرسكويتز ١٩٥٣) أو ١٠٢٤ (سويفت وراش ١٩٥٤) و

ومما يعضد الرأى بالبوليتينية ، المشاهدة الخاصة بامكان الوصول الى ١٦ فى عد الأجسام فى الشريط العرضى الواحد و ولكن المظهر الشريطى يكون غالبا خداعا فى الكروموسوم غير تام الانبساط وقد صرح هوايت ركون غالبا خداعا فى الكروموسوم غير تام الانبساط وقد صرح هوايت الميتوزية والميوزية و ولكن من الواضح أن هناك عددا من الشرائط آكسر مما يمكن أن نميزه من كروموميرات فى كروموسومات الغدد اللعابية قبل بدء نموها و فقد أمكن تمييز ما يزيد على ١٠٠٠ شريط فى الكروموسوم كلا فى الدروسوفلا ميلانوجاستر (بردجز ١٩٣٥ و ١٩٣٨) و وفى بعض المالات تبين عند شد بعض الشرائط الكبيرة العريضة أنها مكونة من بضعة شرائط أقل عرضا فى حين أثبت البعض الآخر بوضوح أنها غير قابلة للتجزئة وتعرض الشرائط الرفيعة مظهرا حبيبيا ، وقد فسر بينتر الحبيبات بأنها الكروموميرات الفردية وقد هيأ دانجلو (١٩٤٦ ، ١٩٥٠) سندا لهذا الرأى وكذلك للفرض البوليتيني حيث بين باستعمال طرق التشريح المجهرى الرأى وكذلك للفرض البوليتيني حيث بين باستعمال طرق التشريح المجهرى

أنه عند شد الخيوط الطولية للكروموسوم وتحريرها من كتلته العامة فانها تحتفظ بالطابع الكروموميرى للشرائط على أنه ليس من المؤكد أن هذه الخيوط تمثل الكرومونيمات ولم يمكن تنسيل الكروموسوم طوليا حتى يمكن تحقيق عدد الكرومونيمات الموجودة على أن الأطراف المتفكلة لبعض الكروموسومات توحى أحيانا بالتركيب البوليتيني ويوحى بذلك أيضا التركيب المعروف و بحلقة باليباني و شكل ٥ ـ ٢٠) وقد كشفت دراسات أخرى قام بها دانجلو (١٩٥٠ تؤيد الرأى البوليتيني) أنه عند شديط ومطه جانبيا يتفكك الى جسم محبب مما ينبىء بأن الكروموميرات شغصل الواحدة منها عن الاخرى على أنه لم يمكن اكتشاف تفسيلك للكروموميرات بهذه الطريقة و

أما متز (1921) فهو كبينتر يؤيد الطبيعة البوليتينية لكروموسومات الغدد اللعابية ولكن يختلف تفسيره المعروف و بالفرض الفقاعي و بالنسبة لطبيعة الشرائط العرضية حيث يعتبر متز أن الشرائط رغم شدة نوعيتها من حيث المظهر والموضع انما هي مجرد تجمعات للمواد الكروماتينية عنداتصالات الفقاعات أو الحريصلات بين الكرومونيمات غير المرئية ويعتبر أن الكرومونيمات التي شاهدها بينتر أحيانا ان هي الا أقلام أو خيوط للشد في جسم الكروموسوم.

وقد وضع كودانى (١٩٤٢) تفسيرا مخالفا تماما عن التركيب البنائى لهذه الكروموسومات و فهو يعتقد , غالفا للرأى البوليتينى , أن الكروموسومين المتناظرين المتزاوجين يتكونان من أربعة كرومونيمات فقط تنتفخ بالزيدادة المجانبية فى الحجم لمناطق ما بين الشرائط ولكنها لا تنقسم الى أكثر من ذلك ولما يعتقد أن الشرائط انما هى اجزاء محلزنة ويعزى مظهر الداكن الاصطباغ الى الترتيب الشبعاعى لشعرات مغلفة بالكروماتين والمعتقد أن المحاملات القلوية تتسبب فى حل حلزنة الشرائط وتفكك الشعرات فيتحول المجسم الى الطراز الكروموسومى الفرشائى مماثلا من جميع الوجسوه المكروموسومات الموجودة فى الخلايا الأمية البيضية فى الفقاريات وقد تقدم ويس وكراوز (١٩٤٥) بنظرية مماثلة الى حد ما وتكنها أقل تعقيدا , ولهذا السبب يبدو أنه مما لاينصح به استعمال المصطلح و كروموسوم بوليتينى ، فكل اطمئنان للدلالة على أجسام قد لا تزيد فى تجزئتها , من حيث عدد الكرومونيمات ، أكثر مما فى الكروموسومات الميتوزية أو الميوزية و



شكل ٥ - ٢٠ : كروموسومات الكيرونومس ٠ (أعلى الى اليساد) المظهر الشرائطى الطبيعى لجزء من كروموسوم غدة لعابية الذى سيتمدد في الموضع المحدد (المشار اليه بالسهمين) ليعطى حلقة بالبياني (أسفل الى اليساد) ٠ (الى اليمين) تفسير برمان فيما يتعلق بالتركيب الكرومونيمي لحلقة بالبياني ولكن مع بيان عدد قليل فقط من الخيوط العديدة ٠

ومهما يكن التفسير الصحيح ، فمن المؤكد أن كروموسومات الغدد اللمابية تعرض طابعا ثابتاً من التميز الطولى كان عونا لا يمكن تقديره فى كشف التغيرات الكروموسومية التى قد يغفو عنهاانتباه الباحث السيتولوجى فى الكروموسومات الميتوزية أو الميوزية الاصغر حجما والأشد اندماجا .

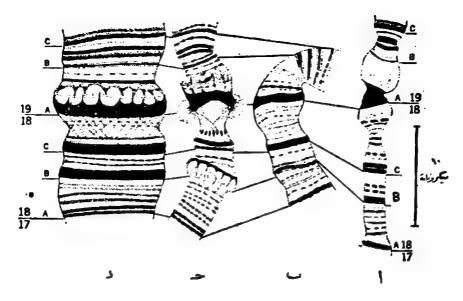
ولا توجد بيانات تسمح بعمل مقارنة دقيقة عن سلوك الكروموسومات النظيرة في التزاوج في نويات الخلايا الميوزية والغدد اللعابية • ومن المحتمل جدا أن المدة الطويلة التي يجرى فيها التزاوج ويمتد خلالها في خلايا الغدد تسمح بتزاوج أشد في وثاقته من الموجود في الخلايا الميوزية • كما أن الطول

الكبير للكروموسومات يهيئ سطحا آكبر للتزاوج اذا قيس بسسطح كروموسومات الدور التزاوجي وهي أقل تقسيماً ولكنها نسبيا آكشسسر اندماجا ولا شك في أن لنوعي التزاوج أساسا مشتركا حيث ان كليهما محكوم بالتناظر ، غير أنه يوجد فارق قاطع واحد بينهما و فنجد في الأدوار التزاوجية الميوزية في النباتات أن التلاصق بين الكروموسومات النظيرة يتميز بأنه يشمل اثنين فقط عند أية نقطة على مدى الكروموسومات ، وذلك حتى في الأفراد الثلاثية أو الرباعية المجموعة وأما في نويات المغدد اللمابية في الدروسوفلا الثلاثية المجموعة فنجد أن الكروموسومات المتناظرة الشلائة أن الاقتراح قد قدم بأن التجاذب بين الكروموسومات النظيرة في الدور التزاوجي قد يكون محكوما بالتماثل الثنائي الجانب وأما في كروموسومات النظيرة في الدور الفدد اللمابية حيث يحتمل وجود خيوط عديدة فمن المكن أن يكون هناك الفدد اللمابية حيث يحتمل وجود خيوط عديدة فمن المكن أن يكون هناك الفدد اللمابية حيث يحتمل وجود خيوط عديدة فمن المكن أن يكون هناك الفدد اللمابية حيث يحتمل وجود خيوط عديدة فمن المكن أن يكون هناك

وبالرغم من أن هذه الكروموسومات تدرس عادة في الغدد اللمابيب فان وجودها لا يكون مقصورا على هذا النسيج و فهي توجد أيضافي خلايا البيب ملبيجي و الأجسام الدهنية و الحلايا المغذية في المبيض و الحلايا الطلائية في المبيض و الحلايا الطلائية في المبيض (ماكينو ١٩٥٨ ، كوبر ١٩٣٨ ، وبرمان ١٩٥٢ ، وستوكر ١٩٥٤ وبروير ، وبافان ١٩٥٥) • غير أنها ليست سهلة التناول للدراسة كما هو الحال في الغدد اللعابية و كذلك لا يصل حجمها الى الحد العالى الذي نبعده في نويات الغدد اللعابية • ومن الملاحظات التي تستدعي قدراكبيرا من الاهتمام أن تكوين السرائط وحجم الكروموسومات البوليتينية قد يختلف خسلال مراحل التكوين اليرقي وكذلك في الأنسجة المختلفة في نفس الكائن (بافان وبروير ١٩٥٧ وبروير وبافان ١٩٥٥ وبرمان ١٩٥٢) فبالرغم من وجود تماسك أساسي في الطابع الشريطي (شكلا ٥ – ٢١ و ٥ – ٢٢٢) فان الفروق في درجة التكوين للشرائط المفردة تؤدي الى تباين في المظهر والقابليسة للاصطباغ وينبيء هذا بأن تغير مظهر الشرائط هو انعكاس للنشاط الوطيفي لاجزاء الكروموسوم في أيض وتميز الخلية • وأن أنواع النشاط هسنة تختلف في الوقت وفي الأنواع المختلفة من الخلايا •

الكروموسومات الاضافية (الزائلة)

تحتوي الهيئة الكروموسومية في نويات بعض النباتات أو الحيوانات



شكل ٥ ـ ٢١ : كروموسومات الكيرونومس ، يبين المظهر والحجم المتباين في الأنسجة المختلفة ، (أ) في وسط المرى ، (ب) في المستقيم ، (ج) في أنابيب ملبيجي ، (د) في المدد اللمابية .

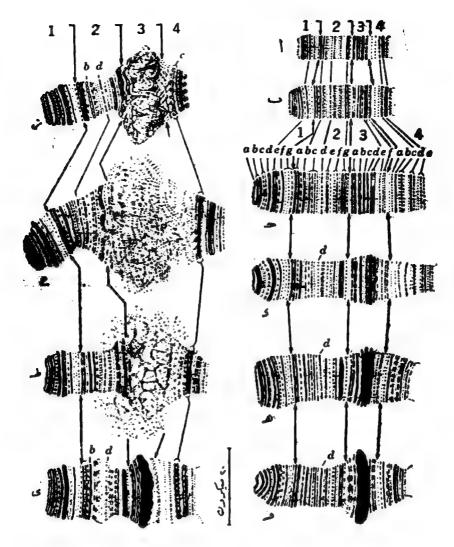
على كروموسوم أو أكثر من الكروموسومات الاضافية أو الزائدة • وقسسه اكتشف ويلسون هذه الكروموسومات لأول مرة في سنة ١٩٠٥ في الحشرة النصفية الجناح ميتابوديوس ، ومنذ ذلك الوقت وجدت في مختسلف من المشرات وفي عدد كبير من النباتات الراقية (دارلنجتون ١٩٣٧ جدول ١٦، هاكنسون ١٩٤٥ ، فرناندس ١٩٤٦ ، استرجرن ١٩٤٧ ميلاندر ١٩٥٠) ومن المكن في بعض الحالات استنتاج طريقة نشأتها بشيء من التأكد ، فمثلا يبدو أن الموجود منها في الميتابوديوس مشتقة من الكروموسوم ٢ ولكن في الأعم نجد أصلها غير معروف تماما •

وتبدو الكروموسومات الزائدة غير فعالة وراثيا · وهي بوجه عام أصغر في المجم من جميع أفراد الكروموسومات الأخرى في الهيئة الكروموسومية ·مع أن العكس صحيح فيما يتعلق بالكروموسومات المعروفة « بالمحدودة » في جنس سيارا · وسواء كانت غائبة تقريبا أو موجودة في أعداد كبيرة ، فانها تحدث تعبيرا مظهريا ضئيلا يمكن ادراكه في الكائن الذي توجد فيه ·وينبي،

هذا بأنها في الغالب هتروكروماتينية من حيث التركيب وهذا فرض تؤيده المحقيقة بأنها يمكن أن تعرض خصائص تباين الاصطباغ المسسروفة عن الهتروكروماتين , ومع ذلك فليست جميعاً من الهتروكروماتين , حيث أنه يظهر أن جميع الموجود في أنواع الترادسكانتيا من اليوكروماتين كليه و في حين أن الكروموسومات B في الذرة أجزاء منها من اليوكروماتين وأخرى من الهتروكروماتين و

وأنه لمن المكن ، طبعا , أن يدل الوجود المستمر للكروموسومات الزائدة في بعض العشائر المعينة على أنها تؤدى وظيفة ما ، لم تحدد الآن ، تضمن بقائها ولكنها وظيفة يصعب ادراكها وراثيا • ومع ذلك فان بقاحا في بعض النباتات المعينة تضمنه الطريقة التي تنقسم بها هذه الكروموسومات • فغي السيكيل والانثوزانثم اريستلتم يقع بانتظام عدم انفصال الكروموسومات الزائدة في الانقسام الاول للبوغ الصغير بحيث تشمل النواة التناسلية شطري الكروموسوم (مونتسينج ١٩٤٥ , ١٩٤٦) و (استرجرن ١٩٤٧) • وتسلك هذه الكروموسومات نفس السلوك في الكيس الجنيني في السيكيل ولكن ليس كذلك في الانثوزانثم · وتعرض الكروموسومات B في الذرة سلوكا مماثلا سوى أن عدم الانفصال يقع في الانقسام الثاني للبوغ الصغير (رومان ١٩٤٧) • وقد أسند الفشل في الانفصال الطبيعي الى السنترومبرات حيث تغشل في الانقسام الطبيعي في الدور الانفصالي • ويقارب معدل حدوث عدم الانفصال في الكروموسومات الزائدة ١٠٠٪ وهكذا يؤمن الاحتفاظ بهذه الكروموسومات في النسيج التوالدي في حين أن الحقيقة الواقعة بأن الاسبرم الذي يحمل الكروموسومات B هو الذي ينجم تفاضليا في اخصاب نواة البيضة تعزز انتقالها الى الجيل التالى • وقد عرضت بوضوح هذه الظاهرة في الذرة الرفيعة (دارلنجتون وتوماس ١٩٤١) وفي بعض طرز باوا ألبينا (مونتسينج ١٩٤٦) حيث تستبعد الكروموسومات الزائدة من الأنسجة الجسمية كما يتبين من فحص الآطراف الجذرية , ومع ذلك يحتفظ بهسا في الخلايا التي يتكون منها النسيج التوالدي • وقد أبلغ عن حالة أخرى مماثلة في الجنس زانثيزما (برجر وماكماهون ، وويتكوس ١٩٥٥) •

وكانت الكروموسومات B ، في الذرة التي كان راندولف (١٩٢٨) أول من وصفها هي أكثر هذه الطرز التي درست دراسة مستفيضة وقد وجدت منتشرة التوزيع في سلالات الذرة الهندية (لونجل ١٩٣٨) • ويمكن



شكل ٥ - ٢٢ : النهاية المستطرفة لكروموسوم غدة لعابية في الرينكوسيارا انجيليا ، تبين المظهر المتباين في المراحل المختلفة للتكوين اليرقى ١ و و ك من يرقة كاملة النمو (من ج - ى) أيام متتابعة للتكوين اليرقى والمبيئة في ى هى أصفرها ١ (١) ١٦ يوما أصفر من ح و ط ٠ (ب) ثمانية أيام أكبر من (١) ١ الأسهم تصل الشرائط المتناظرة ٠

تجميع عدد منها قد يصل الى ٢٥ أو ٣٠ فى النبات الواحد , وبالرغم من خلوها من الجينات المعروفة فان بعض الاختزال فى القوة والاخصاب قد ينتسج عند تجمع عدد منها فى نفس النواة (راندولف ١٩٤١) ولذلك لا يمكن

اعتبارها غير فعالة وراثيا كما كان يفترض سابقا • وقد وصفت (ماكلنتوك 1977) بالتفصيل الوصف المورفولوجي للكروموسومات B (شكل ٥ - ٣٣) ويبدو من سلوكها في التزاوج ومن اعتبارات مورفولوجية أنها لاتحوى أي أجزاء نظيرة لأي منطقة من الكروموسومات الاحادية العشرة الاخرى •



شكل ٥ ـ ٣٣ : بيان تخطيطي لكروموسوم B في الغوة في العود الضام • السنترومير مبيئة على أنها طرفية بالرغم من أنها قد تكون طرفية بعض الثيء • الجزء الى اليســــاد ذو الكروموميرات الست جزء يوكروماتيني • أما الباقي فمعظمه عتروكروماتيني •

والكروموسومات الزائدة كمجموعة , تعتبر أعضاء غير مستقرة نسبيا في الهيئة الكروموسومية والى جانب شذوذها في الانفصال في الأبواغ الصغيرة في النباتات ، فأنها تشذ في انفصالها أثناء الانقسام الميوزي ، كما يجرى بها عدم انفصال واستبعاد في الانقسام الميتوزي وكثيرا ما يطرأ عليها تغيرات مورفورلوجية عن طريق التكسير وقد وصف راندولف (١٩٤١) عددا من الصور المختلفة لكروموسومات B وكذا مونتسينج (١٩٤٥) و المحتلفة لكروموسومات الله وكذا مونتسينج (١٩٤٥) الأساسية بالتفصيل في حين عالج فرناندس (١٩٤٦) الأسباب المكنة لتغيرات الحجم و العجم والمحتلفة المحتلفة المحتلفة المتعربات الحجم والتعديد والمحتلفة المتعربة والمحتلفة المتعربة والمحتلفة المتعربة والمتعربة والتعربة والمتعربة وال

وقد اقترح ميلاندر (١٩٥٠) بعد دراسة للكروموسومات الثانوية في تربيلاريا المياه العذبة أن السبب الأساسي في سلوكها المخالف هو تغير في قوة وتوافق انقسام السنترومير ويجرى استبعاد الكروموسومات الثانوية في البوليسيليس في الأنسجة الجسمية ولكن يحتفظ بها في الخلايا البيضية والمفروض أنها تقوم بوظيفة ما كما يبدو من الميل للاحتفاظ بها غير أنها تحت ظروف بيثيةمعينة تكون بكل تأكيد ، ضارة فتسبب تأخيرا في النمو وفي البلوغ الجنسي الى حد أن الأفراد التي تحوى كروموسومات ثانوية تفسل في التزاوج مع العشيرة العادية ومع ذلك قانه بالرغم من أن الكروموسومات الثانوية تتسبب في عزل تناسلي فانها تستديم لأن الأفراد التي تحويها تتزاوج فيما بينها بكل نجاح و

والكروموسومات الزائدة غير معروفة ألنشأة في النباتات • وبالرغم من ذلك فقد ناقش سوانسون (١٩٤٣) ولويس (١٩٥١) المصادر المكنسة لنشأتها • على أن تلك الموجودة في الحيوانات يبدو إنها قد نشأت من أفراد كروموسومات الجنس كالحالة التي وصفها ويلسون في ميتــــابوديوس تيرميناليس • ومن المكن أن تنشأ هذه بسهولة عن طـــريق نقص في السكروموسيوم الهبتروكروماتيني ٧ ، وحيث ان السينترومير في ميتابوديوس من النوع المنتشر فان كل كسرة يحتفظ بها دون فقد ٠ وقــد أبلغ سلاك (١٩٣٩) أن اثنتين فقط من الكسرات الكروموسومية التي يتراوح عددها من ٣ الى ١٥ في بقة الفراش سيمكس لكتيولاريس لها تأثير في تعيين الجنس والباقي كروموسومات ثانوية • على أن دارلنجتون يعتبر أن جميع الكروموسومات الثانوية هي كروموسومات X وحيث انها في العشائر الطبيعية يحتفظ بها • فلابد أن يكون لها قيمة انتقاثية ولكن حيث انها يمكن أن تتضاعف دون حدود فانها لا تكون حساسة للجرعة ٠ وفي نوع منالبق (كولومباريوس) متصل القرابة ، ويظهر أنه يحوى كروموسومات زائدة ، يدل التلقيم النوعى بينه وبين لكتيولاريس على أن الكروموسومات الرائدة تنتقل عن طريق الأنثى فقط ، وفي الذكور تستبعد هذه الكروموسومات عن طريق التخلف أثناء الانقسام الميوزي ٠

التغيرات فى تركيب وعدد الكروموبومات

أشرنا في الباب السابق الى أن الطرز المجموعية في الأنواع المختلفة , غالبا ماتكون ذات خصائص مميزة كافية بحيث تهيىء دلائل مورفولوجيةللباحث السبتولوجي يمكن استخدامها في أغراض التعريف ، تماما بنفس الطريقة التي يستعمل بها باحث التقسيم ، التراكيب الزهرية في النباتات ، وأجزاء الجهاز التناسل في الحشرات ، كشواهد على العلاقات التصنيفية • ويستمد ثبات الطراز المجموعي ، وبالتالي فائدته في دراسات المقارنة ، من الحقيقة بأن كل خلية في الكائن ، في أية مرحلة من مراحل الانقسام الحلوي ، وفي أى نسيج ، تحوى عددا ثابتا من الكروموسومات ذات حجم وطول وشكل معين ا في حدود المقول ، وهذا لم تتداخل عمليات من الشذوذ الكروموسومي أو التعدد المجموعي • وتتحدد هذه الثوابت الكرموسومية بدورها من وجود عدد ثابت من الجينات لكل كروموسوم وأنها تنتظم في ترتيب تسلسلي ومن وجود سنترومير يحتل موضعا ثابتا خاصا به في كل كروموسوم • وبالطبع تعتبر الكروموسومات ذات السنترومر المنتشر حالات استثنائية ٠ كما قد تسهم الاختناقات الثانوية والتوابع والأجسام الهتروكرماتينية المتباينة الحجم والعدد في توفير خصائص مميزة لكروموسومات أو مجموعات كروموسومية معينة ٠

ويرجع ثبات الطراز المجموعي من خلية الى أخرى ومن جيل الى الذي يليه ، الى قدرته على مكاثره نفسه بدقة عند كل انقسام خلوى و وتيجة لهذا التضاعف تحتفظ الخليتان الشقيقتان الناتجتان بنفس عدد الجينات وبنفس العلاقات الطولية بين كل منها والآخر و غير أن الكروموسومات في الأنسجة المختلفة في نفس الفرد قد تعرض تباينا كبيرا في الشكل وأحيانا في العدد وتضفى اختلافات التفسدية والحسرارة والوظائف الفسديولوجية لمختلف الخلايا والتركيب العاملي أشرا على الشكل الكروموسومي وفي حين أن

الاختلافات المعدية قد تنشأ عن طريق أخطاء في انفصال الكروموسومات أو في انقصال الكروموسومات أو انتيجة لما يترتب على العمليات التكوينية العاديةللنضيج وتهيىء المقارنة بين الكروموسومات في الأنسجة التناسلية ، وبينها فيخلايا الفدد اللعابية في الدروسوفلا ، مثلا للتباين في الشكل الذي يفسسكن للكروموسومات أن تتخذه في الأنسجة المختلفة ، كما تعرض أحيانا بعض الأنسجة المعينة التي وصلت الى نهاية تكوينها ، والتي تدخل خلاياها بعد ذلك في الانقسام كعملية عادية ، زيادة في عدد الكروموسومات ، وذلك في النباتات وفي الحيوانات ، كما أنه يمكن تبديل ترتيب الجينسسات على الكروموسومات عن طريق اعادة تنظيم الكروموسومات ولكن قد ينتج الكروموسومية دون احداث تغيير في عدد الكروموسومات ولكن قد ينتج عن هذا تغيرات كبيرة في شكل الكروموسومات ،

وعلى ذلك فان ثوابت الطراز المجموعي لا تملك الا استقرارا نسبيا ، ويجب أن يؤخذ ذلك في الاعتبار عند اجراء دراسات مقارنة للكروموسومات و تجرى التغيرات بالكروموسومات كأحداث طبيعية وذلك حتى عند طفور الجينات و وتكاثر الطرز المجموعية الجديدة نفسها بعد ذلك عند كل انقسام خلوى ، تماما كما كانت تتكاثر صورها الأصلية و واذا تمكنت التغيرات التركيبية أو العددية من الاستقرار والاستدامة ، تستتب عندئذ طرز مجموعية جديدة وذلك اما على هيئة سلالات داخل النوع واما على هيئة أنواع جديدة اذا كان التغير مصحوبا بعديد من الطفرات الجينية و

ويمكن تقسيم التغيرات في الطرز المجموعية الى تركيبية وعددية ، ففي النوع الأول يظل فيها عدد الجينات دون تغيير أو مع تغيير طفيف عن طريق اكتساب أو فقد البعض منها عند حدوث التنظيمات الجديدة وفي النوع الثاني تظل مواضع الجينات ثابتة في الوقت الذي يتغير فيه عدد الجينات عن طريق كسب أو فقد كروموسومات كاملة أو هيئات كروموسومية كاملة ويجرى النوعان من التغير تلقائيا ولكن بمعدل منخفض نسبيا والظاهر أن المعدل يختلف تبعا للنوع وبوسائل ليست مفهومة تماما للآن ومع ذلك فانه في الوقت الحاضر ، قد اكتشفت وسائل تجريبية تسمع بمعالجات أكثر سهولة للتركيب البنائي والعددي الكروموسومي تهييء ثروة من الطرز الجديدة ، فيمكن استحداث التغيرات التركيبية بسهولة باستخدام الاشعاعات المؤينة مثل أشعة X أو المؤثرات الكيميائية مثل غاز الخردل أو مشتقاته والمؤينة مثل أشعة X أو المؤثرات الكيميائية مثل غاز الخردل أو مشتقاته و المؤينة مثل أشعة كليدية المؤينة مثل أشعة المؤينة مثل أشعة كليدية المؤينة مثل أشعة كليدة المؤينة مثل أشعة المؤينة مثل أشعة كليدة المؤينة مثل أشعة المؤينة مؤين المؤينة المؤينة المؤينة مثل أستعدان المؤينة مثل أسبع المؤينة المؤينة المؤينة المؤينة المؤينة المؤينة مثل أسبعدان المؤينة مؤين المؤينة المؤينة المؤينة المؤينة مؤينا المؤينة ا

كما تستحدث التفيرات العددية بكل نجاح باستخدام العقار القسلواني د الكولشسين ، ومم ذلك فهناك عقاقير كثيرة لها نفس المفعول ·

وسيبحث في هذا الباب التغيرات التركيبية والعددية من الناحيسة السيتولوجية فقط للتركيب والسلوك · أما أهميتها التطورية فستبحث في باب قادم ·

التغيرات التركيبية

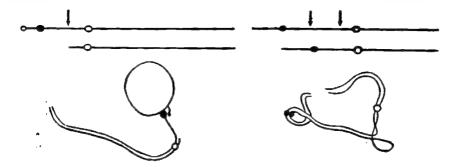
يمكن تقسيم أنواع الشذوذ الكروموسومى التى تؤدى الى تنظيمات جديدة فى الترتيب الطولى للجينات الى أربعة اقسام: (١) الاقتضاب أو النقص (٢) التكرار • (٣) الانقلاب • (٤) الانتقال • وكقاعدة عامة ، تتعلق الثلاثة الأول بكروموسوم مفرد فقط فى حين يشمل الانتقال كروموسوما واحدا أو اثنين أو أكثر • وفى المواد الصالحة ، يمكن اكتشاف هذه الأنواع سيتولوجيا ووراثيا • وفى المواد الأقل صلاحية نجدها يمكن استخلاص حدوث بعض الأنواع المعينة منها من انتشكيلات الكروموسومية التى نجدها فى الدور الاستوائى أو الدور الانفصالي للانقسام الميوزى الأول •

الاقتضاب أو النقص

يشمل الاقتضاب أو النقص فصل جزء من ذراع أحد الكروموسومات عن باقيها وفقده و واذا افتقر الجزء المقتضب الى السنترومير فان وجوده لا يستديم حيث انه لا يملك القدرة على الحركة في الدور الانفصالي وبالطبع لا يحدث مثل هذا الفقد الا في حالة الكروموسومات ذات السنترومير المحدد حيث أن التجزئة في الكروموسوم ذي السنترومير المنتشر سيؤدى الى زيادة في عدد الكروموسومات دون حدوث فقد حيث ان كل كسرة منه تملك القدرة على الحركة وأما الجزء من الكروموسوم الذي يحمل السنترومير فيعمسل ككروموسوم منقوص حيث تظل حركته نسبيا كما هي دون اعاقة و

وقد يكون النقص طرفيا أو بينيا · ويمكن أن ينشأ الأول من انفصام واحد في الكروموسوم يتبعه التئام للنهاية المفصومة · وينشأ الثاني من الكروموسوم ويتبع ذلك التحام المواضع المفصومة بالطريقة

المبينة في شكل ٦ - ١ • ويمكن تمييز كل من هذين الطرازين في الدور الضام أو في كروموسومات الغدد اللعابية , اذا كان الجزء المفقود كبيرا الى درجة كافية , وذلك حكما من الطريقة التي يتزاوج بها مثل هذا الكروموسوم مع نظيره العادى • ويمكن تعيين مواضع النقص الى درجة عالية من الدقة في كروموسومات الغدد اللعابية في الدروسوفلا عن طريق مقارنة التسركيب

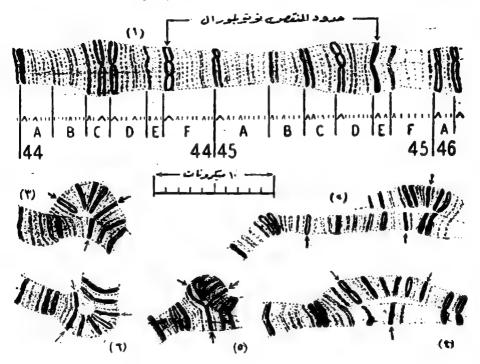


شكل ٦ - ١ : بيان تغطيطى يوضح نشأة الاقصابات الطرفية (الى اليساد) والبينية أو الوسطية (الى اليمين) وكذلك بيان مظهرهما فى الدور الضام عند التزاوج فى الحالة الحليطة لكل منهما • تدل الأسهم على مواضع الانفصامات • والكروموسوم المقتضب أسفل نظيره العادى • الكروموسومات الباكيتينية المتزاوجة الجبيئة شوهدت فى الفرة •

الشريطى فى الكروموسومين ، المنقوص والمادى (شكل ٦ - ٢) ، ولكن مثل هذه الطريقة ليست دائما ميسورة فى النباتات أو فى الحيوانات التى تعوزها كروموسومات عملاقية ، ففى الذرة مثلا تتسبب ظاهرة التزاوج غير النظيرى فى خلق قدر كبير من الصعوبات فى تعيين المنطقة المقتضبة بدقة حيث قد تنزلق الثنية غير المتزاوجة على مدى طول الكروموسوم فى الدور الضام (ماكلنتوك ١٩٣٣) ، ولذلك فانه عند التفكير فى دراسة اقتضابات فى النباتات تصبح الكروموسومات الموسومة جيدا بجينات معينة ، واذا امكن بكروموميرات أو عقد مميزة سيتولوجيا ، ضرورة واقعية ،

وهناك بعض الشك فيما يتعلق بطبيعة الاقتضابات الطرفية , حيث يتطلب تكوينها فقد الكروموميرة الطرفية (التيلومير) الطبيعية وتحول مقطع ثنائى القطب من الكروموسوم الى مقطع أحادى القطب أى أن الطرف المفصوم يجب أن يلتئم الى حالة ثابتة حتى يجانب الفقد أو وقدوع تغيرات أخرى تنشأ عن التحام كروماتيدتى الكروموسوم عند انقسامه وهذا

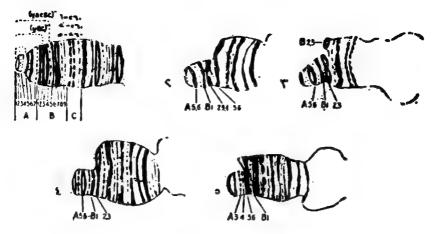
من الاحداث التي بينت ماكلنتوك (١٩٤١ ب) امكان وقوعها • ومن الممكن أن يحدث هذا النوع من الالتشام في النباتات ، وعلى الأخص اذا كانت الاقتضابات ناشئة من الأشعة فوق البنفسجية ولكنه يبدو أن الاقتضابات الطرفية نادرة جدا في الدروسوفلا بغض النظر عن طريقة نشأتها •



شكل 7 - 7 : كروموسومات الفدد اللعابية في الدروسوفلا ميلانوجاستر مبينة النقص نوتوبلودال في الذراع اليمنى للكروموسوم الثاني 6 (١) الكروموسوم العادى موضحا به حدود النقص 6 (7 - 7) حالات خليطة للنقمى نوتوبلودال (7) تلامى عند الحد الأيمن للنقص (7) و (2) خيوط متلامقة (6) تلامى عند الحد الأيسر 6

ومع ذلك فقد وصف ديمرك وهوفر (١٩٣٦) عدة اقتضابات في الدروسوفلا ميلانوجاستر تتصل بفقد النهاية اليسرى للكروموسوم لا وتشمل في الظاهر الكروموميرة الطرفية وعددا من المواقع الجينية المعروفة (شكل ٦ - ٢) • أحدها يتصل بفقد ١٠ أشرطة أو ١١ شريطاويشمل المواقع ود. وصو معيت للخلية وللكائن في الحالة الاصلية الأحادية الأليل • ويتصل ثانيهما بفقد ثمانية شرائط تشمل الموقعين ويتكون ثالثها وهو معيت للفرد وليس معيتا للخلية في الحالة المتماثلة • ويتكون ثالثها

من فقد أربعة شرائط ولا يشمل أى مواقع معروفة وهو غير مميت في الحالة المتماثلة أو الأصيلة الاحادية الأليل ·



شكل ٦ - ٣ : ثلاثة اقتضابات عند الطرف في الكروموسوم X في الدوسوقلا ميلانوجاستر • (١) النهاية المادية و (٣) نقص ١٠ اشرطة او ١١ شريطا (٢٦٠ - ١) الذي يشمل الجينات Y, ac, sc وهي ، في الحالة الاصيلة ، مبيتة للخلية وللكائن • (٣) و (٤) وسمان لنفس النقس (٢٦٠ - ٣) الذي يفتقر الى ٨ شرائط ويشمل الجينين y, ac وهو ، في الحالة الاصيلة مبيت للكائن وغير مبيت للخلية (٥) نقص (٢٦٠ - ٥) لاربعة شرائط لا يشمل الجينات الثلاثة السابقة ، وهو في الحالة الاصيلة غير مبيت للخلية أو للكائن ولكنه يختزل الخصوبة في الاناث •

ومن ناحية أخرى وصف ساتون (١٩٤٣ أ) نقصا يتصل بالشريطين النهائيين 1-2 A وأنه يسلك كالظافر « أصغر » فى الحالتين الأصيلتين الثنائية الأليل والأحادية الأليل ، مما يدل على أن الموقع ٧ أشد استطرافا مما كان يظن سابقا وقد بين مولر (١٩٣٥) أيضا أن الاقتضاب البينى الذى يسسمل ٧ غير مميست فى الحالة الأصيلة ، فى الوقست الدى أوضح فيه جرشنسن (١٩٣٣) أنه يمكن فقد أجزاء من الهتروكروماتين فى الكروموسوم X دون أن يكون ذلك مميتا فى الحالة الأصيلة ،

غير أنه من الصعب تأكيد اثبات أن الجزء النهائى الحقيقى مفتقر فعلا و ونظرا لندرة وجود الاقتضاب الطرفى في هذا الكائن ، فقد يصح أنهلايمكن استدامة نقص طرفى حقيقى وقد يبدو أنه من المكن اختبار هذا الفرض عن طريق دراسة تلاصق الأطراف النهائية في كروموسومات الفدد اللعابية

كما وصف ذلك هنتون وأتوود (١٩٤١) حيث ينعكس فقد الكروموميرة النهائية في غياب القدرة على التلاصق في الأطراف النهائية ومن ناحية أخرى بين كيكاوا (١٩٣٨) أن السلالات المختلفة من الدروسوفلا أنانازي تظهر درجات مختلفة من النقص عند نهايات كروموسومية معينة وقد أبلغ عن تغيرات مماثلة في الكيرونومس (جولد شمدت '١٩٤٢) و ويجوز أن بعض الكائنات يمكنها تحمل الفقد أكثر من البعض الآخر أو أن عملية الالتثام للأطراف المفصومة قد تتم في بعض الأنواع بسهولة أكثر من البعض الآخر و وتبعت دراسة كوداني (١٩٤٧) للتركيب الطرفي لكروموسومات الفدد اللعابية في الدروسوفلا ميلانوجاستر نغمات التحذير ضد أي تخيلات مبنية على مشاهدات سيتولوجية بحتة ، حيث قد بين أن طرف الكروموسوم لا يعرض في نفس الكائن صورا مختلفة من خلية الى آخرى ، فمن الممكن في بعض الحلايا المكم على أن بها نقصا لولا أننا نعلم بالتأكيد أن الكروموسومات عادية غير منتقصة ،

وتحدث الاقتضابات البينية تلقائيا أو يمكن استحداثها بسهولة باستخدام الاشعاعات وقد وصف سليزنسكى (١٩٤٢) عددا منها فى الدروسوفلا ترتبط بحالة متنحية مميتة ولا يمكن تمييز الناشئة تلقائيا منها من المستحدثة بأشعة X أو بالأشعة فوق البنفسجية وفى الذرة بينما يبدو أن الأشعة فوق البنفسجية تعطى غالبا اقتضابات طرفية فان أشعة X تعطى اقتضابات بينية فقط (ستادلر ١٩٤١ ستادلر ورومان ١٩٤٨) ومن ناحية أخرى ، قد بين بارتون أنه يمكن للاشعة فوق البنفسجية أن تعطى اقتضابات بينية في كروموسومات الطماطم , الأمر الذي يثير التساؤل عما اذا كان هناك نوعية للانواع فيما يتعلق بطراز الشذوذ الذي ينشأ عقب التعرض لانواع الاشعاعات المختلفة و

وحيث ان النقص يشمل فقد مواد جينية فمن المنتظران يكون للاقتضابات تأثيرات ضارة على الكاثن ، وأن يتوقف التأثير على مقدار ونوع المادة الجينية المنتقصة كما أن المنتظر أن تكون الاقتضابات المتماثلة غير الميته نادرة ، وقد وصفت كرايتون (١٩٣٤) حالة من هذا النوع في الذرة لم تكن مميتة في الحالة الأحادية للمجموعة أي أنها انتقلت خلال الطور الجاميطي المذكر ، ولكن الغالبية الكبرى من هذه الحالات تعمل كمميتات للطور الجاميطي حيث انها تؤدى الى بوار حبوب اللقاح ، وفي الدروسوفلا تكون الاقتضابات

المتماثلة التي تشمل النهاية الطرفية للكروموسوم X غير مميتة اذا كان النقص ضئيلا جدا ٠ والظاهر أنه من المكن تحمل فقد الجينات و أصفر ٧٧ و « غائب الأشسواك ac » و « درعى sc » في الحالتين الاصيلتين الثنائية الأليل والأحادية الأليل ، ولكن هذه الجينات تمثل جزءًا صغيرًا جدًا من الكروموسوم الكامل • وفي الحالات غير الميتة الخليطة للنقص توجد حدود للاقتضاب أذا زاد عليها يصبح مميتا • ومن المسكن في الذرة والداتورة ونباتات أخرى تحمل فقد كروموسوم كامل لتعطى كايمراقطاعية (٢ ن - ١) أو النبات بأكمله • ولكن يعتبر في الدروسوفلا ميلانوجاستر ، بصفة عامة ، أن فقد ما يزيد على خمسين شريطًا مميت حتى في وجود الكروموسوم الآخر النظير غير منقوص • فاذا أخذنا في الاعتبار ان الكروموسوم X يحتوي وحده على ما يقرب من ألف شريط فهذا يمنى سهولة حدوث اختلال في التوازن الوراثي وأن استبعاد الاقتضايات الكبيرة سوف يجرى كذلك بسرعة تحت الظروف الطبيعية • غير أنه من الممكن للجانبطات حاملات النقص في الحيوانات النجاح والاشتراك في الاخصاب (مولر وستل ١٩٢٧) • ولكن يعمل الطور الأحادي في النباتات كمصفاة فعالة للغاية في استبعاد مثل هذه الجاميطات • ويمكن للكروموسومات المنتقصة المرور بنجآح آكثر خلال الطور الأحادى المؤنث في النباتات ولكنها ، في الطور الأحادي المذكر ، اذا لم تستأصل تماما عن طريق تكوينها حبوب لقاح باثرة ، فان حبوب اللقاح التي تحملها لا يمكن أن تنافس بنجاح حبوب اللقاح العادية •

وحیث ان النقص ینتج عن فقد الجینات ، فلیس من المستغرب آن ینشا عنه تأثیرات وراثیة معینة ، فیعمل کثیر من الاقتضابات کممیتات متنحیةولکن بالاضافة الی ذلك کثیرا ما تحدث تغیرات مورفولوجیة یمکن ادراکها و تورث كصفات سائدة ، فالصفات التالیة فی الدروسوفلا جمیمها تتصل باقتضابات وجمیعها سائدة : « اشقر Bl » و « باعت P » و « محجب Bd » و « منحوت P » و « مبتور P » و « مبتور P » و « شبیکی العروق P » و علاوة علی هذا فانه من المعروف من ناحیة آن کثیرا من طفرات « مقضوم P » و « فسئیل الاشواك P » ناشی عن اقتضابات ، ومن ناحیة آخری فان البعض منها لا یبدو آنه یشمل فقدا فی الکروماتین P

وقد استخدمت الاقتضابات في تحديد مواقع الجينات في كروموسومات الغدد اللعابية في الدروسوفلا (ماكنسن ١٩٣٥ وسليزنسكا ١٩٣٨) • وقد

أجريت دراسة دقيقة من هذا النوع على الطرف الأيسر للكروموسوم X كما هو مبين في شكل (٦٥٦) و كان للاقتضابات المعروفة بالرموز (٢٥٨-١٤)

	· A .	LOLVY,	4,0	0,0
-	on J	w rst ta	inj L	ec 🚚
AT KITCH TOUTS A	GONT HEL	a de la	Muse	DIET POS A
			###	
חדוחוול			MAH IJI	
	///////////////////////////////////////	///////////////////////////////////////	<i>+///</i> ((\\	<i>/////////////////////////////////////</i>
1239661231122	also (12]3 4 5 6 7 6 9 0	123456789012	2345012345	6 7 6 42 3 45 5 6 7 6 6 1 2
20 4 4	HI SANIH HILL SENI	341	3011134	3F 4A
H-COA	1111			
16- CO A				
£y N-8				
FA-CIL				
77-47£				
T - C12				
71-676				
75-676				
10-97				
44-418				
49-471				
379-2	1			
19-678	1			
4-618				

- W شكل - 3 : الخريطتان الوراثية والكروموسومية الفدية واللعابية للمنطقة(أبيض - مقضوم - - - من الكروموسوم - في د - ميلانوجاستر مع بيان تخطيطي يحدد المدى الذي يشمله 15 اقتضابا جميعها تعطى المظهر أبيض مقضوم - تمثل المساحات السوداء مناطق النقص المؤكدة وتمثل المظللة مناطق النقص المشكوك فيها -

و (778 - 71) و (8 - 8 موهر) أهمية خاصية , حيث كانت تشترك في فقد شريط واحد هو $3c_2$ وفي الوقت ذاته في فقد الموقع وأبيض العين $3c_2$ ، ولذلك فانه يبدو بدرجة معقولة من التأكد أن هذا الموقع يوجد في أو قرب الشريط $3c_2$ ولو أننا نعرف الآن أن الموقع وأبيض $3c_2$ ، يشمل على الأقبل جينين مستقلين متلازمتين مع الشريط المزدوج $3c_2$ ، الذي يعتبر الشريط $3c_2$ ، جزءا منه (لويس المزوج) وفي نفس الدراسة بينت سليزنسكا أن الجينين « شديد الحشونة $3c_2$ و « غير منتظم العديسات $3c_3$ » يمكن تحديد تلازمهما ac , dm , pn و شرائط أخرى و بينما اقتصر فقط تحديد تلازم الجينيات

على أنها داخل مجموعات معينة من الشرائط وأن الجينات السائدة و منجوت و د مبتور Sn و و مبتور Sn و و اصلع Pn و جميعها ترتبط باقتضابات تشمل الموقع و مختزل الجناح Vg و و و و التأثيرات المختلفة الى الفروق في عدد الشرائط المفقودة على أن التأثير و مقضوم N و يقع كلما حدث فقد للموقع (3C7) و غير منتظم العديسات fa و ويبدو أن عدد الشرائط التي يشملها النقص لا تتصل بالاثر المورفولوجي الناتج و وكما ذكر سابقا فان و مقضوم N قد يظهر دون التمكن من ادراك أي فقد أما التأثير و ضئيل الأشواك M فقد يتصل أو لا يتصل بنقص في الكروماتين ، ولكنه يختلف عن التأثير و مقضوم N و في أن الجينات و ضئيل الاشواك M و تقمع في مناطق مختلفة كثيرة موزعة في الهيئة الكروموسومية و المينة الكروموسومية و الهيئة الكروموسومية و المينات المتواك المتواك اللهيئة كثيرة موزعة في الهيئة الكروموسومية و المينات المتواك الكروموسومية و المينات المتواك المتواك

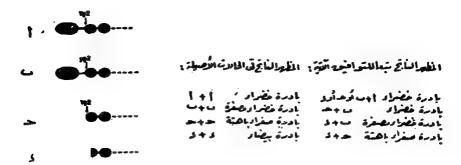
وتعرف بعض اقتضابات فى الدروسوفلا يقتصر فيها الفقد على هزيط واحد ، وفى النباتات والحيوانات التى لا تتمتع بوجود كروموسوفات فنالالية لا يتسنى كلية اكتشاف مثل هذه الاقتضابات الضئيلة ولا يسمع استخدام الطرق الوراثية الا باكتشاف وجودها وليس بالضرورة تحديد حجمها بدقة .

وقد اجريت دراسة دقيقة مضنية لثلاث حالات من النقص للموقع (A) في الذرة (ستادلر ورومان ١٩٤٨) ، وقد سلكت مظهريا حالات النقص هذه وهي جميعا مستحدثة بأشعة X كما لو كانت حالات طغور في الموقع (A) الى صور أليلية متنحية ، وفي نفس الوقت لم تبين الدراسة السيتولوجية للكروموسومات في الدور الضام أي فقد ملحوظ في الكروماتين ، وقدكشفت الدراسة الدقيقة لهذه التغيرات انخفاض انتقالها أو امتناعه بتاتا خلل الطور الجاميطي المذكر حتى أنه لا يمكن الحصول على هذه الاقتضابات في الحالة الأصيلة ، وكذلك كان يصاحب هذه الحالات فقد أو خفض لمحتوى الانتوسانين أو الكلوروفيل أو حيوية الخلايا ، وكان لاثنتين من حالات النقص الثلاث تأثير ملحوظ على العبور في جوارهما ، وامكان بيان فقد بضعة تأثيرات وراثية منفصلة يهيىء دليلا معقولا لوجود اقتضاب بدلا من الطفور ،

وقد وفرت ماكلنتوك (١٩٣٨ و ١٩٤١ أ و ب و ١٩٤٤) الدليل على أنه يمكن الحصول على طفرات غير مميتة في الذرة عن طريق الاقتضابات الضئيلة الأصيلة • ففي الكروموسوم الخامس كانت الطريقة التي استعملتها لاستحداث آقتضابات هى استخدام كروموسومات حلقية صغيرة بها سنترومير عامل بالإضافة الى الكروموميرات الدنيا فى الذراع القصيرة وقد ادى السلوك الشاذ للكروموسومات الحلقية الى اقتضابات متدرجة فى الكروماتين وقسد أمكن بيان أن الطوافر البسيطة تنتسج من قطعة صغيرة معينة من الكروماتين بينما شملت الطوافر المركبة أجزاه كبيرة من الحلقة وحيث أن هذه الكروموسومات الحلقية كانت تستعمل دائما مع كروموسوم منقوص عضوى نشأت منه الحلقة فان غياب أى كروماتين من الحلقة يؤدى الى الفياب التام التام لهذه القطعة من الكروماتين ، ويتسبب ذلك فى تعبير مظهر طافر ينسخ فى بعض الأحوال مظهر جينات طافرة معروفة وقد أدت دراسة مشابهة للكروموسوم التاسع الى استخلاصات مماثلة أى أن فقد الكروماتين بالذات ينتج عنه مظاهر طفرية عندما يكون النقص فى حالة أصيلة وكانت هذه الحالة تشمل الكروموميرات الطرفية وكان الفقد المتدرج ينتج عن انفصام الجسر الكروماتيني الناتج من العبور أثناء الانقسام الميوزى ويبين شكل الجسر الكروماتيني الناتج من العبور أثناء الانقسام الميوزى ويبين شكل المسيلة لكل منها وكذلك لتوافيق كل منها مم الأخرى التي تنتج في الحالة الأصيلة لكل منها وكذلك لتوافيق كل منها مم الأخرى و

التكرارات

ویمثل شکلا ($\Gamma - \Gamma$ و $\Gamma - V$) مختلف من التغیرات فی الدروسوفلا میلانوجاستر تشمل أجزاء من الکروموسوم X • ففی الشکل ($\Gamma - \Gamma$) الأرقام ۱۱۲ و ۱۰۱و۱۳۲۶ کسر کروموسومیة تحتفظ بطرفی الکروموسوم ولکنه فی کل منها قد انتزع جزءا بینیا کبیرا یختلف فی الحجــم والمحتوی الجینی • وحیث ان کلا منهما یحتوی علی سنترومیر «SF» فان انتقالها بطریقة عادیة آثناء الانقسام الحلوی یکون مضمونا • والانتقالان (نقل T)



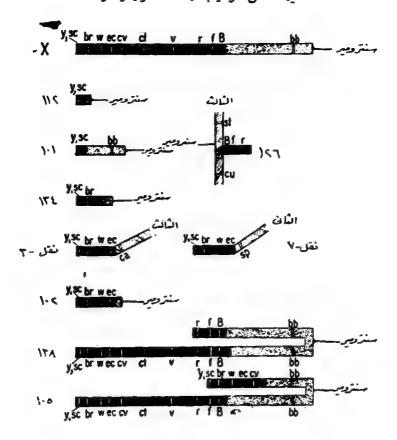
شكل ٦ _ 0 : تسيل تخطيطي منظم للكروموميرات عند نهاية الذراع القصيرة من الكروموسوم التاسع في الذرة مع بيان الاقتضابات المتدرجة التي اكتشفت ٠ وتعطى هذه الخلات ما يعادل سلسلة من الاليلات الكاذبة وقد بينت المظاهر التي تعطيها التراكيب الأصيلة والخليطة ٠

و (نقل – V) يبينان أن الطرف الأيسر للكروموسيوم X قد انتقل الى نهيايتى الكروموسومين الثالث والثانى عيلى التوالى , بينها يشيين الانتقال ١٣٦ تطعيم جزء وسطى من الكروموسوم X فى الجيين المهتروكروماتينى الموجود حول السنترومير فى الكروموسوم الثالث ، وهذه التغيرات الثلاثة هى أساسا انتقالات ولكن يمكن اعتبارها تكرارات فقط عندما يوجد كروموسوم X كامل فى نفس الخلية ، ويبين رقبا ١٣٨ و ١٠٥ تكرارين أضيف فيها جزءان مختلفان فى الطول من الكروموسوم X الى الطرف الايمن فيها يلى السنترومير وبذلك تحول الكروموسوم X الى كروموسوم ذى ذراعين ،

ويوضع الشكل (7 - V) تكرار تلوى يتعلق بالمظهر المعروف «عودى الصين 8» يشمسل سبعة شرائط في المنطقسة «16A» وتبين صورة الفلة اللعابية أن الذكور العادية تحمل المنطقة «16A» مرة واحدة والذكور العودية مرتين والعودية المزدوجة ثلاث مرات وكما بين استرتفانت (١٩٢٥) فإن معدل ارتداد العودى الى العادى وإلى العودى المزدوج متماثلان ويمكن تعليل حدوثهما ، الذي يقع في الاناث فقط ، عن طريق ظاهرة العبور غير المتساوى ومبين في أسفل الشكل (7 - V) الطريقة التي يحدث بها وبنفس العملية يمكن زيادة عدد المناطق «16A» في كروموسسوم X واحد إلى اكثر من ثلاثة وقد امكن رابابورت (198) الحصول على أفراد بها ثمان من هذه المناطق في تتابع تلوى وقد حدد ساتون (198) بها ثمان من هذه المناطق في تتابع تلوى وقد حدد ساتون (198)

مكان « الموقع » عبودى فى الشريطين « $_1$ - 16 A_1 » وقد وصف ديمرك ومبونر (1979) تكبرار تطبوى مشبابهه يعطى الصغة السبائدة « مشعر الجناح HW » والمعتقد أن شريطا واجدا هو المكرر ، وللآن لم يكتشف عبور غير متساو ، ولكن قد يكون ذلك راجعا الى الحقيقة فى أن العبور بطبيعته منخفض فى المنطقة « HW » •

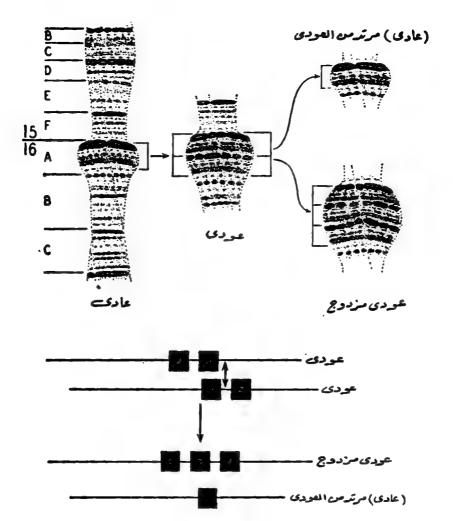
وكما هو متوقع فأن التكرارات أكثر في العدد وأقل في التأثير الميت للفرد عن الاقتضابات • ومن المكن بسهولة اكتشاف التكرارات في أنواع مثل الدروسوفلا بسبب التركيب البنائي المفصل لكروموسومات الغسدد اللعابية • وحتى في النباتات ، فإن دراسة التزاوج في الانقسام الميوزي في الأفراد الأحادية المجموعة تكشف بعض التلاصق الذى يبدو كأنه يقع ببن أجزاء متناظرة مما يشير الى افتراض وجود تكرارات (ايفانوف ١٩٣٨) • وفي الدروسوفلا (بردجز ۱۹۳۵ ، سليزينسكي ۱۹۶۵) وفي السيارا (متزولورانس ١٩٣٨) • ويمكن ادرأك والاعادات، ، كما تسمى هذه التكرارات ، عن طريق التجاذب المتبادل بينها والتماثل في الطابع الشريطي . وقداطلق سليزينسكي على هذه الظاهرة اسم و تزاوج في غير موضعه ، غير أنه في هذه الحالة قد يكون انعكاسا لتزاوج غير نظيرى للهتروكروماتين أكثر منه تزاوجا نظيريا جين النيوكروماتين فقد أشار بريدجز مثلا الى أن القسم من « 32F » الى « 33C » في الذراع اليسرى من الكروموسوم الثاني مشابه الى درجة كبيرة القسم من «34F» الى «35C» · وكذلك القسم من «37E» الى «38A» يماثل مورفولوجيا الموجود في القسم « 39 CDE » كما تبدو مساحات أخرى موزعة على جبيع الكروموسومات وكأنها اعدادات معكوسة • والقطعة و دورة للخليف ، في المنطقة ﴿ 36 ﴾ و ﴿ الترس ، في منطقة « 36 A » والنقط الضعيفة في المنطقتين « 3C » و « 11 A » تنبيء جميعا بأنها تكرارات * والى جانب هذا ، اقترح بريدجز أن الشرائط المزدوجة أو الحبيبات سميكة الجدر مثل « £ 2 أ 2 » قد تكون اعادات لشريط واحد وذلك تماما كما بينه لويس (١٩٥٢) أنه صحيح فيما يتعلق في منطقة و أبيض مسيمشي » عند « « - ي 3 C » ميا يبؤدي الى الاحتسال بان المحتوى الجيني الكلي للكائن قد يزداد على هذا الوجه وأن أعمال لويس (۱۹۶۵ و ۱۹۰۱ و ۱۹۰۵) وجرین وجرین (۱۹۶۹) وجرین (۱۹۰۳ و ١٩٥٤ و ١٩٥٥ أ ، ب) على مواقع مماثلة ، ولكنها مميزة ، مكررة في تتابع قريب جدا تؤيد مثل هذه النظرية الفرضية · ولكن حيث أن هذا الموضوع ذو



شكل ٦ _ ٦ : تمثيل تخطيطي منظم لتكرارات مختلفة في الكروموسوم X في دروسوفلا → ميلانوجاستر ٠ وقد رسم الكروموسوم X العادي في أعلى الشكل ١ انظر المتن للشرح ٠

اتصال بالغ الأهمية بطبيعة الجين فستؤجل مناقشته الى باب قادم •

وكما يمكن ادراك الاقتضابات عن طريق غياب التأثير السائد عنسه استعمال اسبرمات في تلقيح اناث متنحية المظهر , فانه يمكنادراك التكرارات عن طريق غياب الصفات المتنحية • فينتج أحيانا من اخصاب أنثى من سلالة ملتحمة الكروموسومين \widehat{XX} باسبرمات معاملة ناتجة من ذكر برى اثانا عادية من جميع النواحى فيما عدا وجود تعبيرات مظهرية سائدة معينة • ويمكن بعد ذلك تحديد الجزء المكرر الذي يحجب الجينات المتنحية عن طريق الفحص السيتولوجى لكروموسومات الغدد اللعابية •



شكل P = V: الموقع عودى P = V في الكروموسوم P = V في الفتة اللمابية في دروسوفلا ميلانوجاستر مبينا أن تكرار المنطقة P = V = V المنطقة به المرادى المزدوج V = V (أسفل) بيان تخطيطي يوضح المريقة التي يحدث بها المبور غير المتساوى وكيف ينشأ عنه المرازان الكروموسوميان عادى (مرتد من المودى) وعردى مزدوج V = V

الانقلابات

الانقلاب هو اكثر ما يصادف من أنواع الشذوذ التركيبي في العشائر

البرية وربعا كان أعظمها فائدة لباحث الوراثة حيث يمكن استخدامه في مجموعة واسعة من التصميمات التجريبية ومنذ اكتشافه لأول مرة في المدروسوفلا عن طريق تغيير ترتيب الجينات في المجموعة الارتباطيليلي (استرتفانت ۱۹۲۱), فقد وجدت الانقلابات في مجموعة واسعة من الأنواع وفي الأجناس النباتية مثل الترادسكانتيا وباريس يبدو أن أفرادا قليلة فقط حي الخالية منها ويظهر كثير من أنواع الدروسوفلا وعلى الاخص د ويلستوناي ، ود و سودوأبسكيورا كثيرا من الانقلابات التي يمكن دراستها في تفصيل دقيق في كروموسومات الغدد اللعابية ومن ناحية أخرى ، يبدو أن بعض المجموعات الحيوانية خالية نسبيا من الانقلابات (هوايت ١٩٥١) وتقسع الدروسوفلا ميريديانا في هذه المجموعة ومعها ناموس الانوفيليس واليوروديل من البرمائيات وأنواع كثيرة من النطاطات واليوروديل من البرمائيات وأنواع كثيرة من النطاطات و

والكروموسوم الحامل للانقلاب هو الذي يعاد ترتيب جزء من التسلسل الجيني الموجود به في اتجاه عكسى • فاذا اقتصر ذلك على جزء من ذراعواحدة خان مثل هذا التنظيم يعرف بانقلاب غير شامل للسنترومير أما اذا احتوى الانقلاب السنترومير • وحيث ان نتائج العبور في كل من هذين الطرازين من الانقلاب تختلف تماما ، فان المناقشة الابتدائية ستتناول الطراز غير الشامل للسنترومير وهو الذي نصادفه يصورة أعم •

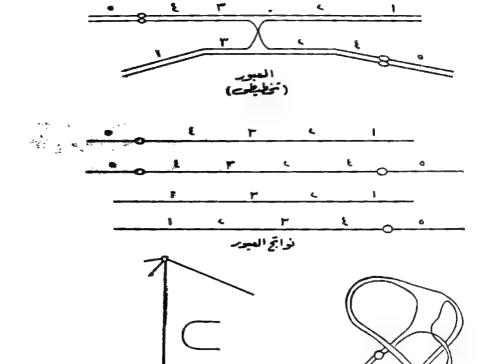
فاذا مثلنا الترتيب التسلسل في كروموسوم عادى بالارقام ٢ ٦ ٢ ٥ ٢ ٧ ٨ وبه الجزء ٥ ٢ ٧ ٨ مثلا فقد يكون النظير حامل الانقلاب ٢ ١ ٣ ٤ ٥ ٢ ٥ ٨ وبه الجزء ٣ ٤ ٥ ٢ قد تغير ترتيبه بالنسبة للجينات المجاورة • فاذا كانت المنطقة ٣ ٤ ٥ ٦ تحتوى على جينات معروفة تغيرت علاقاتها الارتباطية مع الجينات الأخرى خارج الانقلاب فانه من المكن اكتشاف هذا التغير فيالأفرادالمتماثلة للانقلاب عن طريق الاختبارات الوراثية • غير أن هذه العملية مجهدة ولا تستخدماليوم الا اذا لم تتيسر سبل أخرى اكثر بساطة • ففي الدور الضام وكروموسومات طلفند اللعابية يمكن ادراك الانقلاب في الحالة الحليطة عن طريق و ثنيسة ، طلانقلاب التي تتكون نتيجة لتزاوج جميع أجزاء الكروموسومين بطريقة نظيرية ﴿ شكل ٦ ـ ٨) • وفي الدور الانفصالي الميوزي ينتج جسر الانقلاب الذي يشاهد عادة مع الكسرة اللاسنتروميرية (عديمة السنترومير) التي تصاحبه حذلك عقب حدوث عبور مفرد على مدى القطعة المنقلبة • وتتوقيف نسبة

حدوث مثل هذا العبور داخل الانقلاب على طول القطعة المنقلبة وموقعها على الكروموسوم وخصائص العبور في الفرد . ومن الواضح تماماً أن الكروماتيدات التي تشترك في العبور تعطى كروماتيدات غير عادية نتيجة للتكرار والنقص وتفقد الكسرة اللاسنتروميرية لعدم قدرتها على الحركة في العور الانفصالي وينفصم الجسر اما بسبب الشد الناتج من حركة الدور الانفصالي واما بسبب جدار الحلية الذي يتكون قاطعا له وقد يتصادف أحيانا أن تحدث أي من الحالين ويبقى الجسر الثنائي السنترومير معلقا بين المجموعتين الكروموسوميتين القطبيتين والذي يفقد في النهاية بسبب فشله في دخول احدى نواتي الدور النهائي ه

ومن المتوقع أن انفصام الجسر الثنائى السنترومير وفقد الكسسرة اللاسنتروميرية يؤديان الى أن الحلايا الأحادية المجموعة الناتجة من الانقسام الميوزى تفقد حيويتها ويتحقق دون شك هذا التوقع كلما بقيت النواتجالاربعة لتخلية ميوزية واحدة لتكون جاميطات عاملة (كما في ذكور الحيوانات) أو أبواغ لا جنسية (كما في معظم النباتات الراقية) وقد يفسر هذا الغياب النسبي للانقلابات في الأنواع الحيوانية التي يتكون فيها كيازمات في كلا الجنسين (هوايت ١٩٥١) وغير أننا في الدروسوفلا لا نصادف انخفاضا في حيوية الجاميطات نتيجة للحالة الخليطة للانقاب ورغم ذلك تنتج حالات معيتة للزيجوت نتيجة للتلقيع باسبرمات منتقصة و

فغى الذكور يمكن تفسير الموقف بسهولة حيث لا يحدث فيها عبسور ولكن فى الاناث يجب فرض أن فشل الانقلابات فى خفض حيوية البيضات يرجع اما الى عدم حدوث عبور فى القطعة المنقلبة واما الى استبعاد الجسسر الثنائى السنترومير وعدم شمول نواة البيضة له وقد بين استرتفانت وبيدل (١٩٣٦) أن الفرض الثانى هو الصحيح وذلك على أسس وراثية ومن دراسة مستضيغة للعبور فى عدد من الانقلابات فى الكروموسوم X فى الدروسوفلا وقد قدم كارسون (١٩٤٦) تأكيدا سيتولوجيا لذلك فى السيارا ، حيث تسر دائما الكروماتيدة الثنائية السنترومير والناتجة من عبور مفرد فى منطقة الانقلاب الى الجسم القطبى وتبقى الكروماتيدة الداخلية التى لم تشترك فى العبور لتشملها نواة البيضة العاملة ،

ويؤدى دون شك العبور الثلاثي والرباعي الخيوط في مناطق الانقلاب الى خفض حيوية البيضات ولكن نظرا لندرتها النسبية فانها لا تخفضالنسل



شكل ٦ س ٨ : بيان تخطيطى للتزاوج والعبور داخل انقلاب غير شامل للسنتروميو في الذرة ، موضحا نواتج العبور وتكوين الجسر في الدور الانصال الأول ، ومبينا التشكيل النزاوجي (أسفل الى اليسار) في الدور الضام (في فرد خليط الانقلاب) ٠

جسرالانقلاب نىالعص

الانفصالى الأول

ثنيت الانقلاب

ئ الدور الضاخ

الا بقدر قليل · غير أن نوفيتسكى (١٩٥٢) قد أوضع أن نظام التوجيبه الانتقائى في الدروسوفلا يجرى فقط على الكروموسومات الطرفية السنترومي

مثل الكروموسوم X ولكن عند حدوث عبور مزدوج رباعي الخيوط في كروموسوما منتقصا كروموسوما منتقصا وتنخفض بذلك حيوية البيضات •

ولا يعرف على وجه التأكيد ما اذا كان نفس الحال صحيحا فى الأكياس الجنينية للنباتات الراقية الا فى السنرة فقط ، وطسروف البقاء والحيوية تتوقف على الطريقة التى يتكون بها الكيس الجنينى • ففى الذرة ، حيث ينمو البوغ الكبير القاعدى ويكون الكيس الجنينى فان الظروف الموجودة تشير الى احتواء الخلية القاعدية على كروماتيدة لا عبورية • ولكن حيث ان جسر الانقلاب ينفصم دائما أثناء الدور الانفصالي الأول وبذلك يمكن أن يشمل البوغ الكبير القاعدى الكروموسوم المنتقص وهكذا يؤدى الى حالة زيجوتية مميتة (رودز ودمبسى ١٩٥٣) • وفي الزنبق ، حيث تصبح النويات الأحادية الأربع جزءا من جهاز الكيس الجنيني فان الظروف المحيطة تكون أكثر تعقيدا ونتوقع ، على الأقل ، نتيجة للمبور داخل الانقلاب عقما جزئيا في البذور •

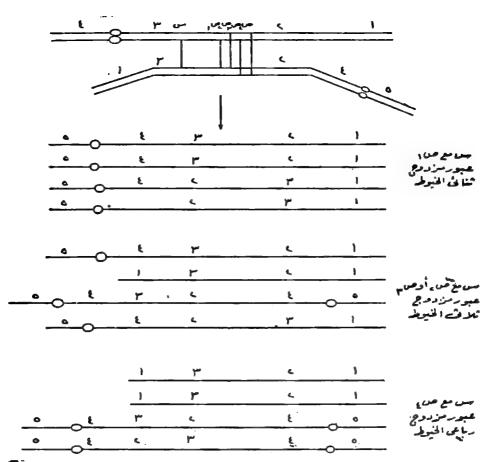
والانقلابات قد تكون طويلة أو قصيرة ولربما كان الانقلاب الذيوصفه بينتر (١٩٣٩) في العروسوفلا هو أصغر انقلاب أمكن ادراكه سيتولوجيا حيث يشمل فقط الشرائط و تقلم ألكروموسوم على ويظهر في تهجين نوعى بين د و ميلانوجاستر و د و سيميولانز و فقد وجد هورتن (١٩٣٩) أيضاً في نفس التهجين انقلابات يبدو أنها تشمل شريطا واحدا أو شريطين ويقترح علاوة على ذلك وعلى أساس فشل التزاوج في مناطق يظهر فيها أن تماثل الشرائط متوافر دون أي اضطراب وجود تنظيمات تصل في صغرها الى درجة لا يمكن معها ادراكها ولا يزال موضوع وجود انقلابات في صغرها دراسة و كما أنه مع ازدياد طول الانقلاب يزداد احتمال وقوع العبور المتعدد و

وعند حدوث عبورین فی قطعة منقلبة فان النتائج تتوقف علی عسد الکروماتیدات التی تشترك فیها • ویمکننا أن نری من الرسوم التخطیطیة فی شکلی (٦ – ٩ و ٦ – ١٠) أن العبور المزدوج الثنائی الحیوط یعطی أربع کروماتیدات عادیة اثنتان منها لا عبوریة والأخرتان عبوریتان • ومن الضروری وجود الیلات فی الحالة الحلیطة خارج وداخل الانقلاب فی نفس الوقت لاکتشاف

مشل هذه الحالة ويعطى العبور الثلاثي الخيوط كروماتيدة لا عبورية وواحدة عبورية وجسرا ثنائي السنترومير مع كسرته اللاسنتروميرية ويعطى العبور الرباعي الخيط جسرين ، كل منهما ثنائي السنترومير ومعهما كسرتان لاسنتروميريتان ويؤدي التكرار والنقص فرضا الى موت نواتج الانقسام الميوزي الأربعة و

ومن ذلك يتضع جليا أن للانقلابات شأنا جديا في استعادة أو علم استعادة الكروماتيدات التي تشترك في العبور , حيث أن العبور المتعدد قليل العدوث تحت مثل هذه الظروف من الخلط التركيبي وقد استخدم باحث الوراثة الانقلابات في الحالات التي يتطلب فيها التصميم التجريبي التخلص من العبور وعلى الأخص في منطقة معينة من الكروموسوم و وبالطبع فأنه مما يعزز الموقف استخدام انقلابات متعددة وبذلك يمكن بسهولة التخلص تماما من العبور في كروموسوم معين واذا أدخل فوق ذلك جين مميت داخل حدود الانقلاب فأن ذلك يستخدم أيضا كوسيلة للاحتفاظ بالحالة التركيبية الخليطة الى ما غير حد والسيلالة B السهيرة في الدوسوفلا ميلانوجاستر والتي كونها مولر لاجراء تجاربه الأولى للدراسات الاشعاعية ميلانوجاستر والتي كونها مولر لاجراء تجاربه الأولى للدراسات الاشعاعية ميلانوجاستر والتي كونها مولر لاجراء تجاربه الأولى للدراسات الاشعاعية والمكون 1 وهو مهيت متنع يمنع تماثل الكروموسوم CI والمستخدم والكون الميتات الميتات المهيئات المهيئا

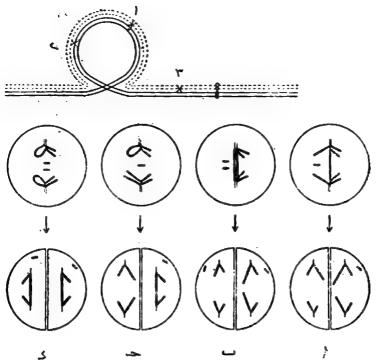
ويمكن بسهولة في الدروسوفلا تعيين حدود الانقلاب بمقارنة التسلسل الشريطي ومع أن هذه الدقة السيتولوجية لا تتوافر في كروموسومات أي حيوان أو نبات آخر فان طول الكسرة اللاستتروميرية يهيي وسيلة لتعيين الحدود التقريبية لأى انقلاب معين ، فيكون طول الكسرة ضعف طول الجيز غير المنقلب من الموضع الاتفصى للانفصام الى آخر الكروموسوم مضافا اليه طول المنطقة المنقلبة مرة واحدة ولذلك فان نفس الحجم للكسرة قد ينشأ من انقلابين يختلفان في النقط القصوى والدنيا للانفصامات ولذلك يتحتم استخدام تشكيلات الدور الضام غير أنه يصعب مشاهدتها في وضوح في معظم الكائنات فيما عدا الذرة و



شكل ٦ ــ ٩ : بيان تخطيطي يوضع نتائج المبور المزدوج داخل انقلاب غير شــــامل للسنترومير (في فرد خليط للانقلاب) ٠

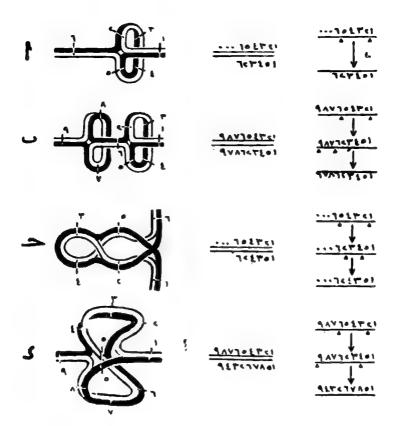
أو مسمولا , أو متداخلا • ويصور شكل (٦ ـ ١١) تشكيلات التزاوج وطرق النشأة لهذه الطرز • وقد وجد الكثير منها في كروموسومات الغدد اللعابية في العشائر البرية للدروسوفلا • وقد استخدم دوبزانسكي (١٩٥١) بصفة خاصة الانقلابات المتداخلة لتتبع تاريخ التسلسل الجيني في الكروموسوم الثالث للدروسوفلا سودوأبسكيورا (انظر باب ١٥) •

الانقلابات التي وصفناها للآن هي التي تنحصر في ذراع واحسدة للكروموسوم وهذه تعرف بالانقلابات غير الشاملة للسنترومير وهي أكثر



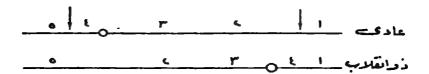
شكل T - 1 : 1 التشكيلات الكروموسومية في الدور الانفصالي الأول والدور الانفصالي الأول الدور الانفصالي الثاني الناتجة من توافيق مختلفة للمبور داخل انقلاب غير شامل للسنترومير (1) أو الموضع (1) داخل الانقلاب (1) من عبور مزدوج رباعي الخيوط عند الموضعين (1) و (1)

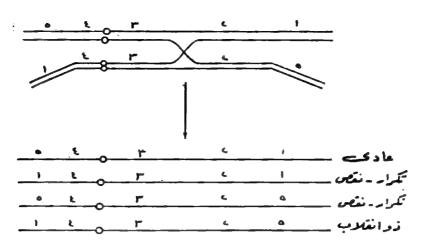
طرز الانقلاب شيوعا و وهناك طراز آخر يعرف بالشامل للسنترومير يشمل أجزاء من الذراعين ويشمل السنترومير أيضا ومن الواضع أنه اذا كانت نقطتا الانفصام اللتان تكون الانقلاب عن طريقهما على بعدين متساويين من السنترومير ، فان شكل الكروموسوم يبقى دون تغيير و أما اذا وقعتاً على بعدين مختلفين من السنترومير ، فمن الواضع أن موقع السنترومير فى الكروموسوم يتغير ولا يمكن فى الوقت الحاضر أن نقدر المدى الذى أسهم به هذا الطراز من التغير فى تعديل أشكال الكروموسومات فى العشال المراوموسومات فى العشال الطبيعية والا أنه يوجد ، فى أنواع معينة من الدروسوفلا ، وفى أفسراد مستقيمة الأجنحة ، ما يشير بقوة الى أن الانقلابات الشاملة للسنترومير كان الها تأثير فى انتاج طرز مجموعية جديدة و



شكل $\Gamma = 11$:بيان تخطيطى للتزاوج الكروموسومى بين كروموسومات الفند اللمابية في د • سودويبسكيورا لحالات خليطة لطرز شتى من الانقلابات • (أ) انقلاب عفرد • (ب) انقلابان مستقلان • (ج) انقلابان احدمها يشمل الآخر • (د) انقلابان متراكبان (متداخلان) • الرسوم التى الى اليسار توضع نشأة الانقلابات حيث تشير المثلثات السودا• الى نقط الانفصامات •

غير أن الانقلاب الشامل للسنترومير له أهمية فيما يتعلق بالنواتج الكروماتيدية للعبور . فكما يبين شكل (٦ – ١٢) ، لا يعطى العبور المفرد داخل ثنية الانقلاب كروماتيدة ثنائية السنترومير وكسرة لاسنتروميرية ولكن بدلا من ذلك ، تنتج كروماتيدتان جديدتان طرفا كل منهما متماثلان في محتوييهما الجيني • فمن الواضح أنه قد نتج تكرار مصحوب بنقص مما يترتب عليه حدوث عقم • ولكن لا يمكن ادراك الانقلاب سيتولوجيا الا في الدور الضام للانقسام الميوزي ، أو عن طريق اثبات انتاج كروموسومات ذات نهايتين متماثلتين للذراعين •



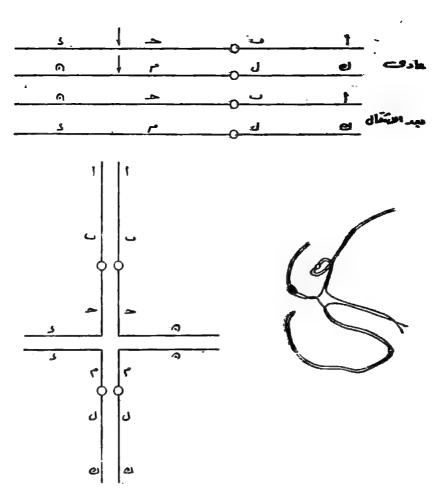


شكل ٦ - ١٣ : بيان تغطيطى يوضع الطريقة التي ينشأ بها انقلاب شامل للسنترومير ونتائج العبور داخله • تشير الأسهم الى نقط الانفصام • وقد بينت كروماتيدات التكسراو المسحوب بنقص •

الانتقالات

اذا حدث انفصام بكروموسومين وحدث تبادل مشترك للأجزاء بينهما عن طريق الالتحام فان هذا يعرف بالانتقال المتبادل (شكل ٦ - ١٣) و ويكون سلوك الكروموسومين الجديدين طبيعيا اذا احتوى كل منهما على منترومير واحد ، آما اذا وقع الالتحام بحيث يعطى كروموسيومات ذات سنتروميرين أو عديمة السنترومير فان هذه مصيرها الاستئصال ، حيث انها سوف تفسل في الانفصال طبيعيا أثناء انقسام الخلايا ،

وتعرف أيضا طرز أخرى للانتقال ، فالانتقال البسيط ، وهو نادر الحدوث أو هو لا يحدث على الاطلاق ، وهو يشمل انتقال طرف لواحد من الكروموسومات واتصاله بنهاية كروموسوم آخر * والظاهرأن الكروموميرات



شكل ١ - ١٣ : يبان تخطيطى يوضع الطريقة التى ينشأ بها خليط الانتقال وطابع التراوج الكروبوسومى به فى الدور الفسام • الرسم الموجود بأسفل الشكل الى اليمين يمثل انتقسال خليط فى الدور الفسام حيث مثل ذوجى السنتروميرات بدوائر مفتوحة • كما مثلت على القراع الطويلة من الكروموسوم الثانى كجسم أسود •

النهائية (ثيلوميرات) للكروموسومات السليمة تمنع اضافة أجزاء غريبة من الكروماتين بعدها • والاحلال البينى , هو انتقال تؤخذ فيه قطعة بينية منذراع أحد الكروموسومات واعادة احلالها اما فى نفس الذراع ولكن فى موضسه مختلف ، واما احلالها فى موضع بينى فى الذراع الأخرى أو فى أىكروموسوم غير تظير • وطبعا لا يمكن أن تجرى عملية نقل كهذه الا اذا توافرت ثلاثة

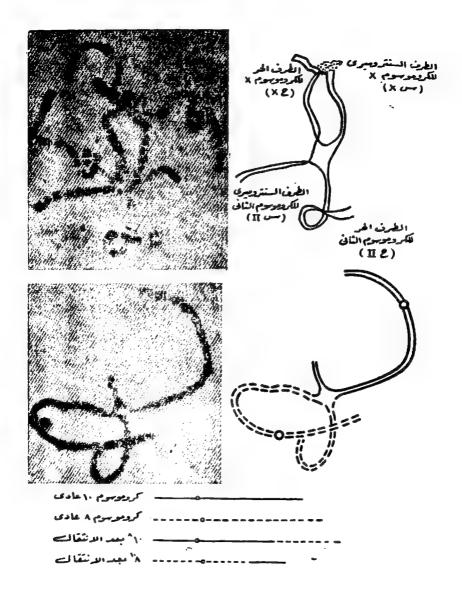
انفصامات فى نفس الوقت • ومن الممكن حدوث انتقالات آكثر تعقيدا منالتى وصفت ، فقد وصف كاوفمان (١٩٤٣) مثلا تغيرا يشمل ٣٢ انفصاما ولكن آكثرها شيوعا هو الانتقالات من الطراز المتبادل أو من طراز الاحلال البينى •

والانتقالات مثل الانقلابات , قد توجد اما فى الحالة الأصيلة , أو فى الحالة الخليطة • وهذا مع توافر عدم مصاحبة التغير , موضع البحث , بتأثير مميت , كما هو الحال فى الدروسوفلا • وتسلك الكروموسومات المتماثلة للانتقال كما تسلك الكروموسومات العادية التى نشأت منها فيما عدااستتباب مجموعات ارتباطية جديدة • واذا تمكنت هذهالتنظيمات الجديدة من الاستدامة فى الطبيعة ، فمن المكن أن تؤدى الى نشأة سلالة كروموسومية جديدة •





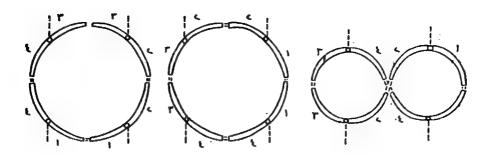
شكل ٦ ـ ١٤ : مركبات انتقال في بايونيا كاليفورنيكا • الرسوم السفل هي تبغيل تخطيطي للصور الفرتوغرافية التي تعلو كلا منها • (الى اليسار) حلقتان رباعيتان بالإضافة الله نطقة ثنائية وتظهر احدى الحلقتين كسلسلة مفتوحة • (الوسط) حلقة مكونة من عشرة كروموسومات تظهر منا كسلسة مفتوحة نتيجة لفشل تكوين احدى الكيازمات التي تغلفها ، (الى اليمين) حلقة مكونة من ثمانية كروموسومات بالإضافة الى حلقة ثنائية • الكروموسومات في لكن التمرف عليهما بسهولة •



X-II شكل Y-0: انتقالان أحدهما في السيارا والآخر في الذرة • (أعلى) انتقال X-II كمسا يظهر في كرومومسومات سيارا كوبروفيلا • تمثل (س) في الرسم أطراف السكروموسومين المتصلة بالسنترومير و (ح) الأطراف الحرة لهما • (آسفل) انتقال A-0 في الذرة ، إلى اليسار كما يرى في نواة الدور الضام للخلية الامية للأبواغ الصغيرة والى اليمين رسم تخطيطي يوضح تعريف الكروموسومين في مركب الانتقال • وقد عملت رسوم تخطيطية ، في أسفل الشكل ، للكروموسومين الماديين وللكروموسومين بعد الانتقال •

وهذه نادرة نسبيا في الحيوانات ولكنها شائعة في بعض الاجناس في النبات مثل الاونوثيرا والداتورا • ومن المكن تمييز الأفراد الخليطة للانتقال بسهولة عن طريق التشكيلات التزاوجية الميزة التي تكونها أثناء الدورين التمهيدي والاستوائي للانقسام الميوزي الأول • وهذا موضح في شكل (٦ ــ ١٤) • وحيث أن التناظر هو الذي يعين التزاوج فأن التزاوج الكامل يتطلب أن يكون كروموسوما الانتقال تشكيلا صليبيا في الدور الضام يتبادل فيه كل من الكروموسومين شريكه في التزاوج عند نقطتي الانفصام الخاصتين بالانتقال • وتسمح هذه العلاقة بتعيين نقطتي الانفصام للانتقال وذلك على فرض أن السلوك التزاوجي دقيق ، حيث أن التزاوج غير النظيري كالذي نصادفه في الذرة يقلل من دقة هذا التحديد * واذا تكونت كيازمات في كل من الأذرع المتزاوجة فانه ينشأ عن ذلك حلقة من آربعة كروموسومات • واذا فشبلتذراع في تكوين كيازما , كما قد يحدث لو أن الانتقال كان يشمل جزءا صغرا من طول الكروموسوم ، فانه ينشأ عن ذلك سلسلة من أربعة كروموسومات • وتحدد درجة الانزلاق الطرفى شكل الحلقة أو السلسلة في الدور التشتتي أو الدور الاستوائي • ويوضح (شكل ٦ ــ ١٥) انتقالين كما نراهما في السيارا وفي الذرة • ومن المكن في كروموسومات الغدد اللعابية في ذات الجناحين ادراك الانتقال بسهولة • ويسمح التركيب الشريطي بتعيين نقطتي الانفصام بكل دقة وثقة ٠ واذا كان هناك جينات معروفة مجاورة لنقط الانفصـــام فانه يمكن باختبارات الارتباط تحديد ما اذا كانت قد ظلت كما هي من قبل أو قد ذهبت مع القطعة المنتقلة •

ويمكن أن تنتظم حلقة الانتقال ، المكونة من أربعة كروموسومات عند وصولها الى الصغيحة الاستوائية ، في عدة أوضاع • وحيث أن هذه الأوضاع المختلفة تحدد الطريقة التي تتوزع بها الكروموسومات فان كل منها نتائجها الوراثية • والشكل (٦ – ١٦) يوضح الأوضاع الثلاثة المكنة ونتائجها في الدور الانفصالي • وفي الطرازين الوضعين ، تجاوري – ١ وتجاوري – ٢ ، تنظم الحلقة يحيث يذهب كروموسومان متجاوران الى نفس القطب في الدور الانفصالي ، وبينما تختلف الجاميطات المتكونة ، كل منها عن الأحرى ، فان كلا منها يحوى في نفس الوقت تكرارا ونقصا لمناطق معينة من الكروموسومين كلا منها يتيجة الوضع الثالث في أن كل كروموسومين متقابلين يذهبان الى نفس القطب • وتكون الجاميطات المتكونة من نوعين فيحتوى أحدهما عسلي نفس القطب • وتكون الجاميطات المتكونة من نوعين فيحتوى أحدهما عسلي



شكل ٦ - ١٦: رسم تغطيطي لتوجيه اوضاع الكروموسومات في حلقة انتقال وباعية وضع تبادلي الى اليمين ، ووضعان تجاوريان ، تجاوري - ١ في الوسط ، وتجاوري - ٦ الى اليسار ويؤدي الانعزال من هذه الأوضاع ، الى جاميطات حية من الرضع التبادلي ، والى جاميطات ذات تكرار ونقص من الوضع التجاوري - ١ مع ذهاب كل سنتروميرين نظيرين الى نفس القطب ، والى نفس الطراز من الجاميطات من الوضع التجاوري - ٣ ولكن مع ذهاب كل سنتروميرين غير نظيرين الى نفس القطب ،

المجموعة العادية للكروموسومات ويحتوى الثانى على المجموعة التى بها الانتقال ، ولا يحوى كل من نوعى الجاميطات نقصا أو تكرارا في أى شكل من الأشكال ، حيث ان كلا منهما به محتوى جينى كامل ممثل بالكروموسومين •

فاذا كان وقوع هذه الطرز الثلاثة من التوجيه يحدث بطريقة عشوائية فاننا نتوقع ان الانتقال يؤدى الى عدم حيوية ثلثى الجاميطات تقريبا • غير أنه فى النباتات ، وعلى الاخص فى الذرة (برنهام ١٩٣٤) حيث درست الظاهرة دراسة مستفيضة ، وجد أن العقم ، مقدرا بنسبة البذور غير الحية أو حبوب اللقاح البائرة ، أقرب الى •٥٪ • ويمكن أن يعنى هذا فقط أن الترتيب المتعرج فى الدور الاستوائى فى الذرة ، والذى يؤدى الى التوزيع المتبادل للكروموسومات الى نفس القطب ، يحدث بنسبة تقارب •٥٪ • وفى الدروسوفلا أمكن بيان أن هناك تلازما مؤكدا بين طراز الانفصال ومقدار العبور الذى يحدث فى المناطق المنتقلة (براون ١٩٤٩ ، بيبكين •١٩٤٠) • العبور الذى يحدث فى المناطق المنتقلة (براون ١٩٤٩ ، بيبكين •١٩٤٠) • كما وجد أيضا جلاس (١٩٣٥) أن الانفصال فى الأفراد الخليطة للانتقال فى الدروسوفلا ليس عشوائيا ، حيث يوجد التواء مؤكد الى ناحية التوافيق غير الميتة • ولكنه عزا ذلك الى استتباب محور واحد سبقى التعيين للانفصال وهو يشعر ، خلافا لآراء براون وبيبكين ، بأن تعيين المحور لا يتأثر بالعبور •

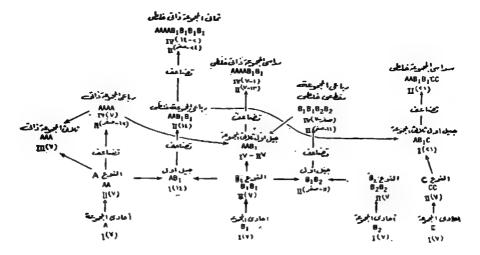
ومن المحتمل أن توجيه الحلقة الرباعية على الصفيحة الاستوائية تحكمه عدة عوامل • وهذه العوامل هي :

- ١ ـ طول الكروموسومات الداخلة فيها ٠
 - ٢ ـ موضع الانفصامات ٠
 - ٣ ـ عدد ومواضع الكيازمات ٠
 - ٤ ـ درجة الانزلاق الطرفى للكيازمات •

والمفروض أنه كلما زادت مرونة الحلقة زادت الفرص لسهولة حركة الكروموسومات وجعلها. في الوضع المناسب ليعطى انفصالا متبادلا ولكن سنبحث بتفصيل أوسع في باب قادم أهمية موضوع الانعزال التفضيلي ، المعروف حدوثه في المركبات الانتقالية المستتبة تماما ، كالموجسودة في الاونوثيرا .

وعلى الرغم من عدم حيوية جاميطات التكرار والنقص في النباتات ، بسبب عدم قدرة الطور الجاميطي على تحمل مثل هذه التغيرات الجينية ، فان مثل هذه الجاميطات يمكنها أن تعيش في الحيوان و ففي الدروسوفلا يبدو أن فقد أو كسب الجينات لا يؤثر على حيوية البيضات والاسبرمات وهي في الحالة الأحادية المجموعة ، كما بينه بريدجز (سنة ١٩١٦) في دراساته عن عدم الانفصال ، وكما تبين من الحقيقة بأن الاسبرم الحامل للكروموسوم لا الذي يفتقد معظم جينات الكروموسوم لا يقوم بوظيفته تماما كما يقوم بها الاسبرم الحامل للكروموسوم لا وهذا صحيح أيضا بالنسبة لباقي الكروموسومات ، وهو الأمر الذي اتضح من الحقيقة التي كشفتها دراسات النسل الناتج من فردين خليطين لانتقال معين ، يشمل الكروموسومين الثاني والثالث ، بأنه يمكن المصول على أفراد من اتحاد جاميطتين من طراز التكرار والنقص اذا كانتا من طراز يكمل الواحد منهما الآخس و فالجزء الغائب أو الجزء الناقص في اصدى الجاميطتين يعوض من الجاميطة الأخرى لكي توفر هيئة جينية كاملة ثنائيه المجموعة و

تشمل الانتقالات التي نوقشت للآن كروموسومين فقط غير نظيرين • غير أنه اذا حدث انتقال ثان بين ذراع أحد هذين الكروموسومين ، الحاملين للانتقال الاول ، وبين كروموسوم ثالث غير نظير فان حلقة مكونة من ستة



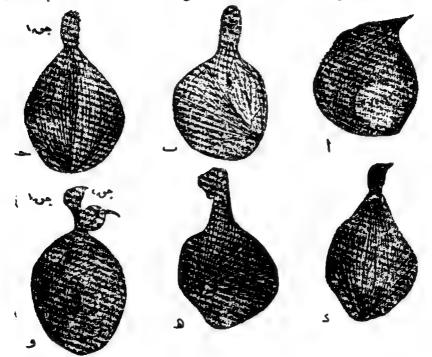
شكل ٦ ـ ١٧ : بيان تخطيطي يوضح العلاقات والتركيب الجينومي وطرق نشساته المتعددات النموذجية : الذاتية والخلطية والخطية : الخاطية ، والذاتية الخلطية ،

احادى المجموعة: قد تكون وحدة المجموعة حالة طبيعية أو شاذة و فمراحل الأطوار الجاميطية ، في النباتات الدنيئة وفي الذكور في بعض الحشرات المعينة مثل النحل والدبابير وأنواع أخرى من غشائية الأجنحة ، تكون بانتظام أحادية المجموعة ويسير انتاج الجاميطات بحالة طبيعية حيث ان هذه الكائنات قد وامت نفسها ، من الوجهة التطورية ، لهذه الصورة من الوجود .

وتختلف عمليات الانقسام الميوزى فيها باختلاف الأنواع • ففى الخلايا الميوزية لذكر نحل العسل مثلا ، لا يمكن أن يحدث تزاوج بينالكروموسومات غير النظيرة المختلفة ولكنه قد أمكن تخطى هذا بحنف الانقسام الميوزى الأول عمليا (شكل ٦ – ١٨) حيث تذهب كل الكروموسومات الى خلية واحسة ولا يمر منها شىء الى برعم سيتوبلازمى يقتطع من الخلية الميوزية • أماالانقسام الثانى للعملية الميوزية ، الذي يكون عادة انشطاريا فهو عادى فيما عدا انقسام السيتوبلازم فانه لا يكون متساويا فتنتج عنه خليتان شقيقتان مختلفتا الحجم • وتتحول الكبيرة منهما فقط الى اسبرم عامل • ويترتب على ذلك عدم حدوث اختزال في عدد الكروموسومات أثناء الانقسام الميوزى • وهو انقسام عبوزى شاذ اذا قورن بالانقسام الذي يجرى في الكائنات الثنائية المجموعة •

وفى الحشرات الغشائية الأجنحة الأخرى يسقط تماما الانقسام الأول للعملية الميوزية ولا يبقى ليؤلف عملية النضج الا انقسام ميتوزى واحد يمسطى خليتين اسبرميتين من كل خلية أمية اسبرمية و

أما الأفراد الأجادية المجموعة الشاذة ، التى تكون طبيعيا ثنائية المجموعة، فلا يمكنها تنسيق طريقة سلوكها الميوزى ليتفق مع عدد الكروموسومات الموجود ، ونتيجة لذلك تكون العملية الميوزية شديدة الشبدوذ • وتمسر الكروموسومات نظيرة تتزاوج معها ، كوحدات الكروموسومات نظيرة تتزاوج معها ، كوحدات أحادية الى الصفيحة الاستوائية حيث تتوزع عشوائيا (وقد ينقسم البحض



شكل ٦ - ١٨: انقسامات الحلية الأمية للاسبرمات في نحل المسل - يقع اتقسامات ولكن الثاني منهما فقط هو الانقسام العامل وهو كذلك انقسام انشطاري • لا يحتوى الجسم العلمي الأول (جق ١) أية كروموسومات ولكن الجسم القطبي الثاني (جق ٢) يحتوى عليها •

انشطاريا في بعض الأحيان) • وحيث ان هذا قد يؤدى الى تكوين جاميطات أو أبواغ منتقصة ، فان العقم في مثل هذه الأفراد الأحادية المجموعة جاميطات مرتفعا جدا • الا أنه قد يحدث أحيانا أن تنتج أحاديات المجموعة جاميطات عاملة كما هو متوقع على أساس التوزيع العشوائي ، فاذا كان احتمال

ذهاب أي كروموسوم معنن الى نسواة انفصالية معينة هو ﴿ ، فان احتمال المصول على جاميطة فعالة ٢ (١/١)ن حيث تساوى ن عدد الـكروموسومات في المجموعة الأحادية • ومن الجلي أنه كلما زاد العدد الأحادي نقص احتمال تكوين الجاميطات الحية الفعالة •

وفي النباتات ، حيث قد شوهدت الأفراد الأحادية المجبوعة بمعدل أعلى من الموجود في الحيوانات ، يمكن اعتبار أن هذه الأفراد تتميز بصفة عامة بانها أصغر في الحجم من الأفراد الثنائية التي نشأت منها ، وليست هــذه ميزة مطلقة حيث قد ذكر كريستنسن وبامفورد (١٩٤٣) أن النباتات الأحادية المجموعة في الفلفل تماثل في الحجم النباتات الثنائية المجموعة • وتهييء درجة العقم العالية أول مميز لتعرف عليها • ويتبع ذلك فحص حجم خلايا الثغور وبعدها التعين المباشر للأعداد الكروموسومية • ومثل هذا التعرف الايجابي قد عمل في الذرة والشيلم والدخان والداتورا وأنواع أخرى من النباتات وفي نوعين من البريصات (ايفانوف ١٩٣٨ ، فرانكهوزر ١٩٣٧ ، فرانكهوزر وجريفيت ١٩٣٩) وكانت هذه الحيوانات صغيرة وشاذة مورفولوجيا وفسيولوجيا وفشلت في أن تصل الى دور البلوغ قبل موتها ٠

ويمكن انتاج أحاديات المجموعة بطرق متنوعة • فغى النباتات , يمكن تنبيه (تحفيز) بيضة غير مخصبة لتبدأ النمو عن طريق حبوب لقاح لا تأخذ أى دور بعد ذلك في عمليات التكوين أو عن طريق نوع من الهزات البيئية • ومعظم الأفراد الأحادية المجموعة قد اكتشفت مصادفة ولم تحدد طريقة نشأتها • ولكن يشير تشيس (١٩٤٩) إلى أن طراز الأب الحامل لحبوب اللقاح في الذرة له تأثير في تعيين نسب حمدوث أحاديات المجموعة • وقعد أنتج كوستوف (١٩٢٩) نباتا أحادي المجموعة في الدخان يظهر صفات الأب الذكر مما يشير الى أن الاسبرم الذكرى اخترق الكيس الجنيني وبعد ذلك نما تلقائيا في حن أن البيضة قيد فشلت في القسام بوظيفتها • واستحدث فرانكهوزر(١٩٣٧) أحاديات المجموعة في البريصة عن طريق تقسيم البيضة الى نصفين بعد دخول الاسبرم ولكن قبل حدوث الاندماج بين النواتين ٠

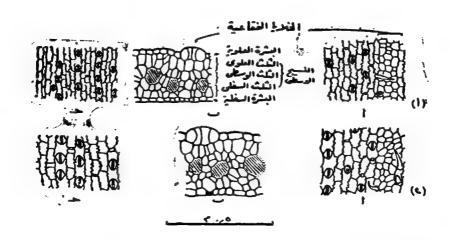
وأحاديات المجموعة بطبيعتها ذات أهمية لسببين • أولا: أنه بمجرد الحسول عليها في النباتات يمكن مضاعفة العدد الكروموسومي ، باستخدام الكولشسين أو أنها قد تعطى بذورا نتيجة للاخصاب الذاتي , ومثل هــذا

النسل يكون تام التماثل لجميم الجينات ، وبذلك نحصل في خطوة واحدة على حالة كانت تحتاج الى أجيال عديدة للوصول اليها عن طريق تربية الاقارب • ويمكن تقدير أحمية ذلك بسهولة في تربية النبات حيث تعتبر حالة التطابق الجيني التام ، الصنوية الجينية ، عاملا هاما في تصميم التجارب (تشيس ١٩٤٩) • وثانيا : تهيئ دراسة الانقسام الميوزي في أحادي المجمسوعة حلا للوصول الى طبيعة الهيئة الكروموسومية الأساسية · ففي النباتات الأحادية المجموعة في الذرة الرفيعة مثلا ، والتي تحتوي على عشرة كروموسومات بدلا من العشرين الموجودة في الحالة العادية ، نجد في معظم الحلايا عشر وحدات أحادية (براون ١٩٤٣) • غير أنه قد يوجد أحيانا في بعض الحلايا وحدة ثناثية مما يشير الى أحد أمرين ، اما الى أن العدد عشرة ليس هو العدد الأساسي واما الى وجود تكرارات • وقد اكتشف موقف مماثل في الفلفل (ن = ١٢) ووجد عدد من الوحدات الثنائية وصل الى سنة II ، مما يشمر الى أن هذا النبات ، والمفروض أنه ثنائي المجموعة ، هو في الحقيقة متعبده المجموعات ، وفيه كثير من الجينات ان لم يكن جميعها مكررا (كريستنسن وبالمفورد ١٩٤٣) ٠٠ وهذا أمر له أهميته في النباتات الاقتصادية وذلك عند تعين وراثة صفة معينة •

التعدد المجموعي الله الى المجموعتين النظيرتين الموجودتين في نوع ثنائي المجموعة بالمرفين AA ، كما هو مبين في شكل (٦ – ١٧) ، يصبح اذا ثلاثي المجموعة الذاتي AAA ورباعي المجموعة الذاتي AAAA ويمكن أن ينشأ الأخير مباشرة من فرد ثنائي المجموعة عن طريق مضاعفة عدده الكروموسومي ، اما بتضاعف الحلايا الجسمية واما باتحاد جاميطتين ثنائيتين للمجموعة (غير مختزلتين) بينما يمكن أن ينشأ الأول كنسسل لتلقيح بين أب رباعي المجموعة وآخر ثنائي أو من أبوين ثنائيين عن طريق التحاد جاميطة غير مختزلة بأخرى مختزلة والأفراد الرباعية المجمسوعة الذاتية التي كان يعتقد في وقت ما أنها شائعة الوجود في الأنواع النباتية وهيزى ١٩٤٥ ، واستبنز ١٩٥٠) ويمكن باستخدام الكولشسين الحصول وسنوين أسلافها الثنائية التي تتجت منها وبين أسلافها الثنائية التي نتجت منها وبين أسلافها الثنائية التي نتجت منها و

والرباعيات الذاتية للمجموعة أكبر في كثير من الوجوه من ثنائيـــات

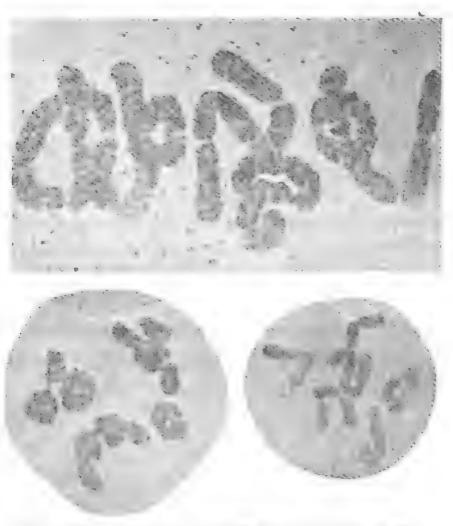
المجموعة التي نشأت هي منها وذلك نتيجة لزيادة في حجم الخلية (شكل ٦ - ١٩) • غير أنه لا يمكن استعمال هذا المميز دون تدقيق حيث أن زيادة الحجم تتوقف على التركيب الجيني للأفراد الثنائية المجبوعة التي نشأتمنها الرباعيات الذاتية للمجموعة , ففي النبات النجيلي ستيبا ليبيدا (استبنز ١٩٤١) نجد أن الرباعيات الذاتية للمجموعة المستمدة من نباتات شقيقة مختلفة ثنائية المجموعة يحمل بعضها أوراقا أعرض والبعض الآخر أوراقا أضيق من النباتات الثنائية التي نشأت منها • غير أنه يوجد بصفة عامة زيادة في حجم أجزاء النبات المختلفة ، وتأخير في النمو وفي الازهار ، وتوجد غالبا زيادة في غمق لون الأوراق تدريجا في النباتات الأحادية المجموعة الى الثنائية الى الرباعية المستمدة من نفس المصدر الوراثي ، وهذه ظاهرة مرثية يمكن غالبا تأكيدها بتعيين حجم خلايا الثغور أو حبوب اللقام • غير أنه باجتياز المستوى الرباعي للتعدد , يجد المرء أن الزيادة في العدد الكروموسومي تنتج عنها غالبا أنواع من الشذوذ مثل القزمية (التقزم) وتجميد الأوراق وضعف النباتات (استبنز ١٩٥٠) • والمفروض أن هذا ينشأ كنتائج وراثية للتعدد المجبوعي • وتتوقف درجة التعدد الذي يحدث عندها اختلال التوازن على النوع أو حتى على الفرد موضع البحث •



شكل ٦ _ ١٩ : أبعاد نسبية للخلايا في البشرة والنسيج الوسطى للورقة في (١) درة ثنائي المجموعة (٢) درة رباعي المجموعة ٠ (أ) البشرة العليا (ب) قطاع عرضي ٠ (ج) البشسرة السفل ٠

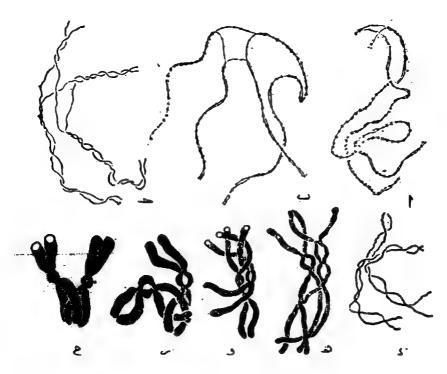
والأفراد الثلاثية المجموعة الذاتية عالية العقم ، كما هو المنتظر , بسبب التوزيع العشوائي للكروموسومات الثلاثة في كل وحدة ثلاثية • فمشلا في نبات الترادسكانتيا براكتياتا (ن = 7) الثلاثية المجموعة يمكن أن تتلقى حبوب اللقاح عددا من الكروموسومات يختلف من 7 الى ١٢ أى بمتوسط تسعة كروموسومات (كنج ١٩٣٣) • ويمكن أن تعيش فقط الخلايا القليلة التي تتسلم مجموعة أحادية كاملة أو مجموعتين أحاديتين من الكروموسومات • ويصيب البوار باقى حبوب اللقاح التي تحوى أعدادا من الكروموسومات غير متوازنة • وكذلك نجد بعض العقم في حبوب اللقاح في الرباعيات الذاتية للمجموعة نتيجة للأعداد الكروموسومية غير المتوازنة التي تنشأ من التوزيع غير المنتظم للوحدات التزاوجية الرباعية أو تخلف بعض الوحدات الكروموسومية غير المنتظم للوحدات التزاوجية الرباعية أو تخلف بعض الوحدات الكروموسومية الرباعية الربا

غير أن الدرجات المتباينة من العقم التي تظهر في رباعيات المجموعة الذاتية تشير الى أن الاحتمال الأكثر هو أن يكون أساس العقم وجود حالات عدم توافق (نشاز) ذي طبيعة وراثية عن أن يكون نتيجة توزيع غير منتظم حيث ان التوزيع قد يكون منتظما الى درجة معقولة وبالرغم من ذلك فائنا نقابل حالات عقم عالية وقد بين استبنز (١٩٤٩) أن رباعيات المجموعة الذاتية الناتجة عن طريق الكولشسين للنبات النحيلي اهرارتا خصوبتها ٧٥ ـ الذاتية الناتجة وأن الذرة رباعية المجموعات الذاتية تعقد بذورها بنسبة عالية جدا (راندولف ١٩٤١) ومع ذلك فان الأفراد الرباعية المجموعة الذاتية في الخس المنزوع (اينست ١٩٤٧) وفي جوسيبيوم هرباسيوم (بيسلي في الحس المنزوع (اينست ١٩٤٧) وفي جوسيبيوم هرباسيوم (بيسلي في الحس المنزوع (اينست العلاقات المنات العلاقات العلاقات



شكل ٦٠ سـ ٢٠ : الدور الاستوائى الأول الميوزى فى ترادسكانتيا رباعية المجبوعة وثلاثية المجبوعة وثلاثية المجبوعة ورباعية المجبوعة تعرض وحدات رباعية وثنائية ١٠ (اسفل) وحدات ثلاثية فى ترادسكانتيا براكتياتا ١٠ فلاثية فى ترادسكانتيا براكتياتا ١٠

الكروموسومية عالية العقم , وفي بعض الحالات , كما في حنك السبع الرباعي المجموعات الذاتي (اسبارو وراتل ونيبل ١٩٤٢) قد يكون العقم مرتبطا جزئيا باختلال في الأدوار المتأخرة من الانقسام الميوزي • ولكن الحقيقة بأن الرباعيات الذاتية للمجموعة , المستمدة من أصناف متنوعة ثنائية المجموعة , لا تسلك سلوكا واحدا تشير الى وجود أساس وراثي لم تعين طبيعته •



شكل ٦ ـ ٢١ : الانقسام الميوزى في اليوم بوروم الرباعي المجبوعة ، مبينا تكوين الوحدات الرباعية ومظهرها • (أ) و (ب) في الدور الضام • (ج) و (د) في الدور الانفراجي • ومن (هيًّا الى (ز) في الدور التستتي • (ح) في الدور الاستوائى •

مناك حالة واحدة فقط قاطعة الجلاء معروفة عن يقين لوجود التعدد المجموعي الرباعي الذاتي في الطبيعة • وهذه هي حالة جالاكس افيللا وهو جنس أحادي الطراز في شرق أمريكا الشمالية (بولدوين ١٩٤١) ، ومع ذلك فانه لا تزال هناك طرز أخرى مشتبه بها (استبنز ١٩٥٠) • وقد يبدو أن الظاهرة ليس لها الا قليل من النتائج التطورية (انظر باب ١٦ لمناقشة أوسع) ولكن انتاج طراز رباعي ذاتي المجموعة أكبر حجما وأكثر تحملاوذو فترة ازهار أطول ، له بعض الأهمية من الوجهة البستانية وعلى الأخص اذا أمكن بمجرد استحداث الطراز ، الاحتفاظ به واكثاره بوسائل خضرية •

ومن المتوقع أن تكون الوراثة في مثل هذه النباتات أكثر تعقيدا منها في النباتات العادية الثنائية المجموعة حيث ان كل جين ممثل أربع مرات في النباتات الرباعي المجموعات الذاتية • وفيما يتعلق بموقع واحد توجد

خسة تراكيب بالنسبة للجينات السائدة والمتنحية (سانسسوم وفيلب (١٩٣٩) رباعى السائد (SSSS) وثلاثى السائد (SSSS) وثنائى السائد (SSSS) وأحادى السائد (SSSS) وعديم السائد (SSSS) ويمكن التنبؤ بالنسبة المتوقعة على أساس التزاوج العشوائى للكروموسومات في تلاصق ثنائى عند أى موضع واحد ، وعلى أساس انفصلسال منتظم لكروموسومين الى كل قطب وقد قام بعمل هذا على وجه نظرى مولر (١٩١٤)، الذي بعث الموضوع في هذا الوقت المبكر على أساس الانعزال العشسوائى للكروموسومات ، ثم قام به هالدين (١٩٣٠) الذي اعتبر الانعزال على أساس الكروماتيدات ، وقد أدرجت تنبؤاتهما في جدول (٦ ـ ١) ،

جدول ٦ - ١ الانعزالات النظرية المتوقعة لموقع واحد في رباعيات المجموعة الذاتية عند تلقيحها ذاتيا أو اختباريا مع المتنحى الرباعي ٠

ر ۱۹۳۰) رماتیدی عشوائی		(۱۹۱۶) موسومی عشوائی	التركيب	
تلقیع اختباری	تلقيح ذاتي	تلقیح اختباری	تلقيح ذاتي	العامل
۱ : صغر ۲۷ : ۲ ۷ر۳ : ۱ ۱۳ : ۱۰ صغر : ۱	۱ : صفر ۲۸۳ : ۱ ۲۱ : ۱ ۸۵ر۲ : ۱ صفر : ۱	۱ : صفر ۱ : صغر ۱ : ۱ صغر : ۱	۱ : صفر ۱ : صفر ۳ : ۱ صفر : ۱	SSSS SSSS SSSS SSSS

ومن الواضع أن تنبؤات مولر تتحقق فقط بالنسبة للجينات التى تقعبين السنترومير وأول كيازما ، وعلى فرض أن القاعدة للانفصال في هذه المنطقة هي أن يكون الانفصال اختزاليا وليس انشطاريا • في حين أن تنبؤات هالدين تكون صحيحة فقط مم الجينات التي يكون موقعها مستطرفا الأول كيازما •

والحقيقة الواقعة بأنه يمكن استعادة الطراز المتنحى من التلقيع الذاتى أو الاختبارى لنبات ثلاثى السائد SSSs ، برهان كاف للحقيقة بأن الوحدة فى الانفصال فى رباعى المجموعات الذاتى ، كما فى ثنائى المجموعة ، هى الكروماتيدة وليس الكروموسوم ، وكما بين سانسوم وفيلب (١٩٣٩) ، فإن البيانات التجريبية الواقعية تتفق الى درجة كبيرة مع تنبؤات هالدين ، وقد استعرض ليتل (١٩٤٥) باستفاضة الموضوع كله ، وفيما عدا السلوك الوراثى فى عدد قليل من النباتات الرباعية المجموعة الذاتية ذات الأهمية الاقتصادية فإن الآراء التى تتصل بهذا الموضوع لا تهيىء تأييدا الا لما كان معروفا من مدة فى الكائنات الثنائية المجموعة ،

التعدد المجموعي الخلطي

مع الاقتصار في الوقت الحاضر على تناول الرباعيات الخلطية المجموعات، ان التركيب المجموعي لها يمكن تمثيله كالآتي AAB_1B_1 (شكل 7-1) على أن السرباعي قد نشأ بمضاعفة العدد الكروموسومي لهجين بين النوع A ، والنسوع B، • فاذا كانت المجموعتان مختلفتين للدرجية التي تمنع أى تسزاوج فسى الجيسل الأول F1 المختلسط ، A B1 فسانه مسن الواضح أن الهجين سيكون عالى العقم بسبب التوزيع غير المنتظم للكروموسومات أثناء الانقسامات الميوزية ٠ غير أنه بمضاعفة العدد الكروموسومي للحصول على رباعي المجموعات المختلطة AAB,B, سيتتاح الفرصية للتراوج الكامل والانفصال المنتظم حيث تتراوج كروموسومات المجموعة A مع $^{-}$ AB، والمجموعة $^{-}$ مع المجموعة $^{-}$ المجموعة $^{-}$ وستكون الجاميطات وفي حالة ما اذا كان العقم في الجيل الأول الخليط يعزى الى التوزيع غير المنتظم للكروموسومات فمن المتوقع اذا الحصول على درجة عالية من الحصوبة • B_1 ويعرف مثل هذا التزاوج ، كروموسومات A مع A أو كروموسومات مع B، بتزاوج مجموعی نظیری وفی حالة حدوث تزاوج بین کروموسومات المجموعة A مع كروموسومات المجموعة B يقال ان تزاوجا مجموعيا خلطيا قد حدث ، وقد ينشأ عن ذلك بعض الاختلال في الانقسام الميوزي بسبب تكوين وحدات تزاوجية رباعية ٠

ويوضع التهجين الكلاسيكي بين الجنسين ، رافانس (الفجــل)

وبراسيكا (الكرنب) ، النقطة التي ذكرت الآن (كاربيشنكو ١٩٢٨) ، حيث ان الكروموسومات الأحادية التسعة في الرافانس تختلف تماما عن الكروموسومات الأحادية التسعة في البراسيكا ، فلا يحدث تزاوج في الجيل الأول الخليط وينتج عن ذلك درجة عالية من العقم ، غير أنه يتكون عدد من الجاميطات غير المختزلة حصل منها كاربيشنكو ، في الجيل الثاني على عدد من رباعيات المجموعة ، فاذا كانت R و R تمثلان مجموعتي الرافانس والبراسيكا على الترتيب فيكون رباعي المجموعات المختلطة RRBB ، والجاميطات الناتجة R فقط ، ولذلك يسلك وباعي المجموعات المختلطة في جميع النواحي مسلكا شبيها جدا بثناسائي المجموعة العادى ، ولو أن نشأته كانت مجهولة لكان قد اعتبر نوعا منفصلا ،

وينطبق أيضا المسلك الثنائي الذي يسلكه الرافانوبراسيكا الرباعي المجموعة على بعض الجينات المعينة الخليطة ، التي كان يعرف وجودها في الأبوين الثنائيين ، وتظهر هذه الجينات خواص الانعزال العادي وفقا لما نتوقعه في ثنائيات المجموعة ، الا أنه اذا كانت الجينات المنعزلة في كل من المجموعتين في ثنائيات المجموعة و المائينات المنائية المنائية المنائية التكرار كما في الأقماح الرباعية أو قد تحجب الجينات في احدى المجموعتين تعبير الجينات في المجموعة الأخرى ، وقد وجد مثل هذا السلوك في الروبس (سانسوم وفيلب ١٩٣٩) حيث كان الأبوان الأصليان يختلفان في المروبس (سانسوم وفيلب ١٩٣٩) حيث كان الأبوان الأصليان يختلفان في طرز الأشواك الموجودة في الساق ، وفي رباعي المجموعات المختلطة المستمد منها كان توالد أحد الطرازين صادقاً ولم يمكن استعادة الطراز الشسساني كلية ، وكانت تعرف هذه الظاهرة سابقاً بالازاحة وهي دليل على الحالة الخليطة التي يمكن أن تسستمر في رباعيات المجموعات المختلطة ، وقد يفسر هذا جزئياً زيادة القوة فيها اذا قورنت بالأبوين الثنائيين ،

ويمكن أن تنشأ متعددات للمجموعات المختلطة ذات طبيعة أكثرتعقيدا من التى تعثلها رباعيات المجموعات المختلطة ، ويحتمل أن تكون قد نشأت مرات عديدة أثناء تطور الأنواع النباتية (ستبنز ١٩٥٠) ، ومبين بشكل (T-1) طريقة يمكن أن ينشأ بها سداسى للمجموعات المختلطة ، وفي هذه الحالة الحاصة عن اتحاد جاميطة من رباعي المجموعات المختلطية المجموعات المختلطة (T-1) من النسوع (T-1) من النسوع (T-1) من النسوع (T-1) من النسوع على ثبلاث مجموعات من ثلاثة أنواع مختلفية

فاذا لم يكن هناك تزاوج بين الكروموسومات الاحدى والعشرين أو كان قليلا جدا ، فاننا نتوقع درجة عالية من العقم • غير أنمضاعفةالعدد الكروموسومى تسؤدى الى تكوين سداسى للمجموعة المختلطة كل على المجموعات المجموعات بدرجة عالية من الخصوبة ، مع احتواء كل جاميطة له على المجموعات المجموعات و B، و وجود أى تسزاوج بين كروموسومات المجموعات المختلطة فى أى من الجيل الأول الثلاثى المجموعة أو نسله بعد التضاعف قد يغير نواحى العقم الى درجة معينة فيرفعها فى الحالة الاولى ويخفضها فى الحالة الثانية (على أساس فرض أن العقم فى الحالتين كروموسومى كلية وليس جينيا) •

وبمضاعفة العدد الكروموسومي في رباعي المجبوعات المختلطة فان ذلك يؤدى الى طراز مركب من متعددات المجموعات ، يجمع بين خصائص كل من التعدد المجموعي الذاتي والخلطي * وقد أشار استبنز الي مثل هذا الفرد الذي يمثيل طسرازه المجموعي AAAAB، B، B، B، B، للمجموعات ذاتي خلطي • وقد ينشأ أيضا مثل هذا التركيب من تهجين فردين رباعين ذاتين للمجموعات AAAA و B1B1 B1B1 متبوعا بالمضاعفة · غير أن معظم المتعددات المجموعية الذاتية الخلطية يبدو أنها سداسية المجموعة من طراز التركيب العام - AAAAB B ومن المعتقد أن النوعين فلويم براتنس وسولانم نجرين من هذا الطراز وذلك على أساس السلوك الكروموسومي في أحاديات المجموعة الناشئة منهما ، حيث يعطى احادى المجموعة من الأول IV + IIV أثناء الانقسام الميوزي مما يؤدي الى الاعتقاد بأنه يمكن تمثيل مجموعاته كالآتي A B (نوردنز كويلد ١٩٤١ و ١٩٤٥ ، استبنز ١٩٥٠) في حين أن الثاني يعطى ١٢ I ا + ١٦ (جورجنسين ١٩٢٨) • والاحتمال في أن تكون نشأة هـذين السداسيين الذاتيين الخلطيين هي عن طريق اتحاد جاميطة غير مختزلة بالتركيب AA مع أخرى B وتبع ذلك مضاعفة للكروموسومات أشد من أن تكون عن طريق تهجين الرباعي الذاتي AAAA مع النوع BB متبوعا بالمضاعفة •

متعددات المجموعات الخلطية المقطعية: عديدات المجموعات الخلطية التى عالجناها اعلاه هي التي لايوجد بها تناظر مطلقا أو القليل منه بين كروموسومات المجموعة B أو C ويتميز السلوك الميوزي بحدوث التزاوج داخليا فقط بين كروموسومات نفس المجموعة ولكن غياب

التزاوج الميوزي تماماً ، لا يظهر في جميع الهجن بين الأنواع الثنائية المجموعة. والواقع أن بعضها يظهر درجة معقولة من الحصوبة • وعند مضاعفتها تكون الكروموسومات ، في الغالب ، وحدات تزاوجية ثنائية · غير أن ظهـــور بعض الوحدات الرباعية الى جانب التزاوج الميوزى في الهجن الثنــــاثية المجموعة يدل على أن بعض المقاطع الكروموسومية متماثلة في المجموعتين • وقد أشار استبنز (١٩٤٧ و ١٩٥٠) اليها بأن بهـا تعددا مجموعيا خلطيا من النوع المقطمي • والمعتقد أنها أكثر شيوعا في الطبيعة من عــــديدات المجموعات الخلطية الصادقة • وكما هو متوقع ، تظهر رباعيات المجمعوعات الخلطية المقطعية بعض الشذوذ الميوزى نتيجة لتكوين بعض الوحسدات التزاوجية الرباعية وينتج عن ذلك بعض العقم • ومن الأمثلة النموذجية لهذا الضرب من التعدد المجموعي على المستوى الرباعي دلفنيوم جيبوسوفيلوم (المستمد من د ۰ هسبیریوم × د ۰ ریکیرفانوم) (لویس وابلنج ۱۹۶۳ وابلنج ١٩٤٧) وترادسكانتيا كاناليكيولاتا _ هيوميليس (اسكيرم ١٩٤٢) وبويميولا كيونسيس المعروف أيضا أنها مشتقة من ب · فلوريباندا × ب • فرتيسيلاتا (نيوتن وبليو ١٩٢٩) • ومن المكن وجود مستويات أعلى من هذا الضرب من التعدد المجموعي كما أشار استبنز الى ذلك •

ولذلك فانه من الواضح أن التعدد المجموعي الخلطي والتعدد المجموعي الخالقي ، من الناحية السيتولوجية الدقيقة التحديد ، ما هما ألا النهايتان البعيدتان لطيف التناظر الميوزي الذي ينحصر مداه بين التناظر التام للمجموعات (في التعدد الرباعي الذاتي) وبين الافتقار التام للتناظر (في التعدد الرباعي الخلطي) ويمثل التعدد المجموعي المقطعي الطرز الوسطية التي تحتوي درجة ما من التناظر ويرتكز الأساس في الفصل الى مدى حدوث التزاوج الميوزي و

التعدد المجموعي في الحيوانات: تعرض الندرة النسبية للتعدد المجموعي بين الحيوانات تفارقا كبيرا مع انتشارها الواسع بين النباتات وعلى الأخص في مجموعات مغطاة البنور وقد ناقش مولر (١٩٢٥) هذا الموضوع مبكرا ووصل الى الاستخلاص بأن التعدد المجموعي بين الحيوانات لابد وأن يكون محدودا جدا حيث أن انفصال الجنس الحاسم الى جنسين يرتكيز على نظام كروموسومي لا يسمح بالتلاعب بالأعداد الكروموسومية الى الحد الذي يحدث في النباتات الخنثي (الثنائية المسكن) وتؤكد الأدلة هذا الفرض وفي الخلات التي يعرف فيها ، على وجه التأكيد ، وجود التعدد المجموعي على صورة الحالات التي يعرف فيها ، على وجه التأكيد ، وجود التعدد المجموعي على صورة

سلالات مستتبة فاننا نجدها مرتبطة مع نظام للنشأة عن طريق التوالد البكرى •

ومع ذنك فانه توجد بعض حالات للتعدد المجموعي بين مجموعات معينة من الحيوانات ، غير أن طراز التعدد في معظمها لا يزال في حاجة الى تحديد ٠ وقد نشر هوايت (١٩٥٤) عددا من الهستوجرامات للأعداد الكروموسومية مبينة على جداول هارفي (١٩١٧ و ١٩٢٠) (انظر أيضًا ماكينو ١٩٥١) يبدو منها في تمام الوضوح أن نوعا ما من التعدد المجموعي كان له دور في احداث التغيرات في الأعداد الكروموسومية التي وجدت وعلى ذلك نجد في الديدان أوليجوكاييت ، وهي خنثية الجنس ، العددين الاحادين ١٦ و ٣٢ أعظمها شيوعاً • وفي ديدان هيرودينيا نجد العددين ٨ و ١٦ معا مع أعداد غيرهما تقع بينهما • ويحتوى الجنس ميزوستوما التابع للرابدوسيلا على نوع واحد العدد الأحادي فيه هو ٢ , وستة أنواع العدد الأحادي لها هو ٤ , وواحد العدد ٥ ، وواحد العدد ٨ • وهذا يشير بقوة الى أن الأنواع التي بالعدد ٤ رباعية المجموعة والتي بالعدد ٨ ثمانية المجموعة ٠ ولكن مثل هذا الفرض . كما ابرز هوايت (١٩٥٤) ، يتطلب المعرفة الصحيحة للعدد الكروموسومي الأساسي للجنس • وهذا التعيين يعتبر بحكم الواقع مستحيلا في كثير من المجموعات الحيوانية • ولهذا فإن هوايت متردد في قبول آراء سلاك (١٩٣٨) وجيتس (١٩٤٢) وفاندال (١٩٣٨) في أن التعدد المجموعي قد لعب دورا رئيسيا في تطور الحيوانات ٠

وقد كشفت دراسة سميث (١٩٤١ و ١٩٤٢) للذباب المنشارى عن حالة حقيقية لتعدد المجموعات لا ترتبط بالتوالد البكرى وفنى معظم أنواع النيوديبريون والديبريون يحتوى الذكر على سبعة كروموسومات والانثى على أربعة عشر و وتنشأ الذكور بكريا كما في باقى غشائية الأجنحة وغير أن الديبريون سيميل يحتوى على ٢٨ كروموسوما في الأنثى و ١٤ في الذكر والانقسام الميوزى في الذكور يشبه الذي وجد في غشائية الأجنحة في أن الانقسام الأول مفتقد وأن الثانى انشطارى وبينما تتكون في الاناث وحدات تزاوجية ثنائية وليست رباعية وعلى هذا الأساس اعتبر سميث أن دوسيميل عبارة عن رباعى خلطى المجموعات ولكن يحتمل وكما يقترح هوايت وانحفاض معدل تكوين الكيازمات يمنع تكوين الرباعية وهكذا يحجب ما قد يكون مثلا لحالة جيدة من التعدد المجموعي الذاتي و

وعلى الرغم من أنه لايعرف آن سلالة واحدة متعددة المجموعة قد استتبت في مجموعة الفقاريات ، مع الاستثناء المحتمل للهامستر الذهبي (هوايت ١٩٥٥) ، فأن الثلاثيات والرباعيات ، كأفسراد ، ليست غير شسائمة بأية حال في العشائر الطبيعية لليوروديلات (فرانكهوزر وهمغرى (١٩٣٠ و ١٩٣٩ و ١٩٣٩ أندى من الاكزولوتل رباعية المجموعة بذكر ثنائي المجموعة وكانت أنشي من الاكزولوتل رباعية المجموعة بذكر ثنائي المجموعة وكانت درست كانتا تحتويان العدد الثلاثي (٣ن) المكون من ٤٢ كروموسوما وتراوح العدد في الباقي من ٢٢ الى ٤٤ ومن الواضع أن الأنثي الرباعية المجموعة قد أنتجت كثيرا من البيض غير المنتظم الأعداد الكروموسومية ولكنها بيضات عاملة وقد عثر في النسل على حالات لشذوذ في الدورة المعوية وأخرى لارتشاحات شديدة ، ولربما كان ذلك يسبب عدم التوازن الكروموسومي ولكن لم يعش منها شيء حتى سن التوالد و

عدم الاكتمال المجموعي

على وجه عام ، ينعزل بانتظام الفردان النظيران للزوج الكروموسومى اثناء الانقسام الميوزى فى الكائن الثنائى العادى لنحصل على مجبوعة أحادية من الكروموسومات فى كل جاميطة أو بوغ ، أو ليعطى فى الانقسام الميتوزى خليتين متماثلتين فى التركيب الكروموسومى • الا أنه تقع حالات من الشذوذ على هيئة حوادث ، لتعطى نواتج منتقصة لكروموسوم معين أو تحوى تكرار له وقد أدرك بردجز (١٩١٦) هذه الظاهرة واستغلها فى دراسته الكلاسيكية للأفراد الشاذة فى الدروسوفلا (انظر الباب الرابع) • وقد أشار الى العملية على أنها عدم انفصال أى أن فردى الزوج يفشلان فى الانفصال ويذهبان أبواغ غير منتظمة العدد الكروموسومى يحدث بسبب الفشل فى التزاوج فى البداية وينشأ عنه توزيع عشوائى للفردين فيذهبانالى هذا أو ذاك من القطبين البداية وينشأ عنه توزيع عشوائى للفردين فيذهبانالى هذا أو ذاك من القطبين مما قد يؤدى الى ذهابهما معا الى نفس الخلية ، وينشأ عن ذلك جاميطتان تكمل منهما الاخرى ، احداهما ن + ١ والثانية ن - ١ ، يعطيان عند الاتحاد بجاميطة عادية آفرادا بالتركيب ٢ن + ١ و٢ن - ١ ويشار عادة الى هذه الأفراد على الترتيب بأنها ثلاثية الكروموسومي احادية الكروموسيوم حيث ان

الكروموسوم المعنى يمثل ثلاث مرات أو مرة واحدة بدلا من مرتين وهي الحالة المادية •

طرز ثلاثيات الكروموسوم: قد توجد أحيانا الطرز الثلاثية الكروموسوم (٢ن + ١) بين نسل الأفراد الثنائية المجموعة كما وصفنا آنفا و ولكن يمكن الحصول عليها بسهولة أكثر (في النباتات) عن طريق التلقيح الذاتي لفرد ثلاثي المجموعة ويقع التوزيع غير المنتظم في الفرد الثلاثي المجموعة بعيث تتكون جاميطات كثيرة غير متزنة الكروموسومات وفي النباتات يكون احتمال تكوين الأفراد المختلة العدد الكروموسومي في النسل أكبر نوعا ما اذا كانت الأم ثلاثية المجموعة وحيث أن البيضة يمكنها تحمل عدم الاتزان الكروموسومي بدرجة أكبر من حبة اللقاح ويكنها تحمل عدم الاتزان الكروموسومي بدرجة أكبر من حبة اللقاح و

وقد درست ثلاثيات الكروموسومات باستفاضة في نباتات الداتورا والذرة والطماطم (ريك وبارتون ١٩٥٤) والدخان (سميث ١٩٣٤) وفي حشرة الدروسوفلا • وفي الكائن الأخير ، الكروموسوم الرابع الصغير هو الاوتوسوم الوحيد الذي يمكنه الوجود في الحالة الثلاثية ويعطى ذبابة عاملة تتناسل • وتتفق النسب الوراثية الناتجة مم ما نتوقعه على أساس توزيم الكروموسومات وعدم التخلص من الجاميطات المختلة التوازن (ومع ذلك انظر استرتفاننت (١٩٣٦) للاستثناءات في التوزيع المنتظم) • وهكذا اذا لقحت أنثى ثلاثية الكروموسوم (تعرف عادة بثلاثية الرابع) بالتركيب ey ey بالتركيب ey ey ey مع ذكر بالتركيب ey ey ينتج هذا من توزيع الكروموسومات الثلاثة لتعطى النسبة الآتية للجاميطات ey \ : + + : \ \ ey + T : + ۲ أما في النباتات فانه اما أن تفشيل حبوب اللقاح غير المتزنة في الاشتراك في الاخصاب واما أن تدخل في سباق ليس في مصلحتها مع حبوب اللقاح العادية • ففي الذرة ، في الفرد الشلاثي الكروموسوم بينما يورث الكروموسوم الزائد بنسبة ١ - ٢ في المائة عن طريق حبوب اللقاح فانه يورث بنسبة ٢٥ ــ ٥٠ في المائة عن طريقالبيضة (اينست ١٩٤٣) • وتزيد نسبة التوريث للكروموسومات الطويلة عنها للقصيرة • ويقترح اينست أن التخلص من الكروموسوم الزائد يعزى الى الفشل في التزاوج وعدم النجاح في الانضمام الى احدى النواتين الذي يترتب عليه ، وبهـذا يزداد العـدد في طـراز الجاميطات ن على حساب الطـراز ن+۱ •

وقد كانت الدراسة التي أجريت في الداتورا منيرة بصغة خاصة (بليكسلي ١٩٣٠) ، فالعدد الأحادي في الداتورا ١٢ كروموسوما مما يترتب عليه امكان الحصول على ١٢ طرازا ثلاثيا مختلفا • وقد أمكن الحصول عليها جميعا وتعريفها حيث يحدث كل منهما نواحي مظهرية خاصة معينة تميزه عن الباقين ويوضح الشكل (٦ _ ٢٢) الطرز الاثني عشر المكنة وكيف تؤثر على مورفولوجي كبسولة البذرة •

وقد عرفت كل من الكروموسومات الاثنى عشر العادية عن طريق ترقيم نهاياتها وعلى هذا تكون الكروموسومات ١ - ٢ ، ٣ - ٤ ، ٥ - ٦ · ٠٠٠٠ و ٣٧ - ٢٤ • فالثلاثى «رولد» مثلا يحتوى على الكروموسوم ١ - ٢ ثلاث مرات، وتأخذ الوحدة التزاوجية الثلاثية واحدة من الصور المبينة في شكل (٦ - ٣٣). وتسسمى ثلاثيات الكروموسوم التى يتكرر فيها كروموسوم عادى غير معدل ثلاث مرات بثلاثى ابتدائى للكروموسوم •

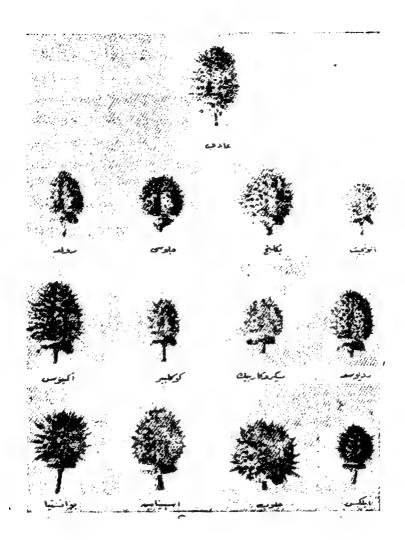
الثلاثيات الثانوية للكروموسوم: تنشأ من الثلاثيات الابتدائية للكروموسومات ، وبالاضافة الى أنها تحدث مظهرا مختلفا خاصا لكل منها ، فانه يمكن معرفتها سيتولوجيا من الحقيقة الواقعة بأنه من الممكن تكوين حلقة كروموسومية ثلاثية (شكل ٦ - ٢٣) ، وهي حالة ليست ممكنة مع الثلاثيات الابتدائية للكروموسوم • وعلى أساس أن النهايات المتماثلة من الكروموسومات تتزاوج مع بعضها البعض فأن الثلاثي الثانوي للكروموسوم به ثلاثة كروموسومات اثنان منها عاديان في حين أن الكروموسوم الزائد متماثل الطرفين ، وعلى ذلك اذا كان الكروموسوم الطبيعي ١ ـ ٣ فان الزائد لا بد أن يكون اما ١ ـ ١ أو ، ٢ ـ ٢ • وبعبارة أخرى , يقابل كل ثلاثي ابتدائي للكروموسوم ثلاثيان ثانويان ، وفي حالة الكروموسومات ١ ــ ٢ المذكورة يكون الثلاثي الابتدائي رولد به الكروموسوم ١ ـ ٢ في حاله ثلاثية بينما يكون الكروموسوم الزائد في الثلاثيين الثانويين شوجرلوف وبوليكاربيك هو ١ - ١ و ٢ - ٢ على التوالى ٠ ومن بن الأربعة والعشرين ثلاثيا ثانويا للكروموسوم في الداتورا أمكن التعرف على أكثر من النصف • وقد وجد أيضًا هذا النوع من عدم الاكتمال المجموعي في الذرة (رودز ١٩٣٨) وفي الماتيولا (فيلب وهسكنز ١٩٣١) ٠

وقد يكون الكروموسوم الزائد في الثلاثي الثانوي للكروموسوم صنوي

(متماثل) الذراعين أو لا • فاذا كان كذلك ، فهو ينشأ من انقسام حاطى السنترومير وتكون الذراعان صنويتين على مدى طولهما • ويمكن أن تنشأ الثلاثيات الثانوية للكروموسوم أيضا عن طريق حدوث عبور داخل انقلاب شامل للسنترومير ، ولكن في هذه الحالة يكون طرفا الكروموسوم فقط هما المتماثلين • ويبدو أن الفرض الأول أكثر احتمالا حيث ان ثلاثيات الكروموسوم الابتدائية تعطى في أغلب الحالات ثلاثيات ثانوية • ولربسا يكون ذلك نتيجة لعدم الاتزان الكروموسومي أو الوراثي •

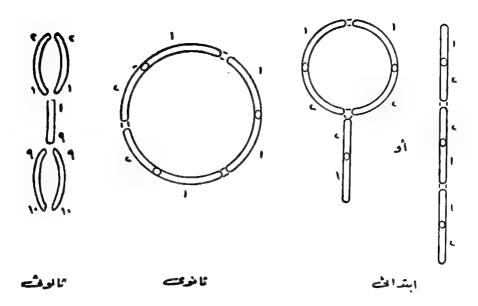
ثلاثیات الدرجة الثالثة: تحتوی علی کروموسوم زائد مکون من جزاین مستمدین من کروموسومین غیر نظیرین ، فمثلا الکروموسوم الزائد الذی یعطی الطراز هدج هو ۱ – ۹ ناتج من انتقال بین الکروموسومین ۱ – ۲ و ۹ – ۱۰ ویمکن تمییز مثل هذا الثلاثی للکروموسوم أثناء الانقسام المیوزی عن طریق التشکیلات الممیزة التی تنتج من التزاوج بین انکروموسومات الحمسة (۲ – ۲۳) ۰

احاديات الكروموسوم: ان التغير الناتج عن فقد احد الكروموسومات السحد كشيرا في ضرره عن اضافة كروموسوم والحقيقة أن أحاديات الكروموسوم نادرة نسبيا في الكائنات التي هي أساسا ثنائية المجموعة وهذا يمكن فهمه حيث ، كما أشرنا مبكرا في هذا الباب ، أن نقص جزء يزيد على ٥٠ شريطا (كما تحدد في كروموسومات الغدد اللعابية) مميت في الحالة الخليطة في الدروسوفلا وربما كان أشهر الطرز الأحادية للكروموسوم المعروفة هو أحادي الكروموسوم الرابع في الدروسوفلا ومن المكن أن تفقد ذكور الدروسوفلا كروموسوم لا لتصبح أحادية الكروموسوم لا ومع ذلك فانها تعيش ، كما أن ذكور كثير من المجموعات الحشرية طبيعيا من هذا الطراز ولكن هذا الطراز عن ولكن حدا يمشل طرازا خاصا من التوازن الجيني أصبحت هدف الكائنات متواقعة معه ، ويمكن تمييز الأفراد الأحادية للكروموسوم الرابع عن طريق صفات جسمية معينة ولكن كل ما يعنينا فيها هو كل ما نفيده منها فيما يتعلق بدراسات الجرعات الجينية ،



شكل $\Gamma = \Upsilon T$: كبسولات البدرة في عشب جيمسون ، داتورا استرامونيوم ، للنبات العمادي والطرز الثلاثيمة الكروموسوم الابتدائيمة • في الطراز « رولد » الكروموسوم الزائد مو $\Gamma = T$ وفي الطراز « جلوس » همو $\Gamma = T$ ومكذا في الطمراز « ايلكس » همو $\Gamma = T$ ومكذا في الطمراز « ايلكس » همو $\Gamma = T$

ماكلنتوك (1979) كايميرا 100 - 100 في الذرة وفيها يسلك الكروموسوم الفردى في الانقسام الميوزى كوحدة تزاوجية أحادية 100 ومثل هذا الفرد يكون عاجزا عن اعطاءنسل 100 ماثل حيث أن المفروض أن الذرة كائن ثنائي



شكل ٦ ـ ٢٣ رسم تخطيطي لتشكيلات الهور الاستوائي الأول التي تميز الطرز الثلاثية الكروموسوم • الابتدائية عن الثانوية عن الثالوثية في الداتورا •

المجموعة وأن الجاميطات المنتقصة تفشل فى العمل • وقد وصف كونجــر (١٩٤٠) بوغا منتقصا فى الترادسكانتيا (i = 7) به خمسة كروموسومات فقط ولكن من غير المحتمل أن ينمو هذا البوغ الى حبة لقاح •

ويؤدى التلقيع الذاتى لأحاديات الكروموسوم الى تكوين عديمات الكروموسوم التى تتميز بفقد زوج واحد من الكروموسومات النظيرة ،وهى توجد فى النسل الناتج من التلقيع الذاتى لأحاديات الكروموسوم بنسب تتراوح من ٩٠٪ الى ٣٠٠٪ وتنحرف مظاهرها عن الطبيعى بدرجات مختلفة وعلى الأخص فى القوة والعنفوان فى حين تظهر اختلافات مماثلة فى خصوبتى الذكر والأنثى • وانتقال الحالة الأحادية للكروموسوم عن طريق البيضة فى أحاديات الكروموسوم أكبر من •٥٪ وفى نفس الوقت ينخفض هذا كثيرا عن طريق حبة اللقاح • واستبعاد حبوب اللقاح المنتقصة (ن - ١) فى الطور الجاميطى يفسر الانتقال المنخفض عن طريق الجانب الذكرى ولكن يمكن تعليل زيادة عدد البيضات المنتقصة (ن - ١) على أساس تخلف الكروموسومات •

وقد أثبت الأفراد عديمة الكروموسوم أنها ذات فائدة من عدة أوجه متنوعة ، فقد أمكن تعين الكروموسومات التى تقع عليها عوامل وراثية معينة بسبب النسب الشاذة التى تظهر نتيجة اضطراب التوزيع الكروموسومى وتوريث الحالة الأحادية • ويسكن أيضا بتلقيع عديمات الكروموسومات بأفراد عادية تقدير معدل حدوث أحاديات الكروموسوم فى العشائر العادية • وقد أمكن سيرز من هذه الدراسات أن يبين أن كروموسومات معينة وعلى الأخص الرابع والخامس عشر هى أكثرها اشتراكا فى تكسوين أحاديات الكروموسوم عن باقى كروموسومات الهيئة • والمعروف أن نفس هسنه الكروموسومات تقل فى معدل تكوين الكيازمات عن باقى الكروموسومات المتناوج وتخلف الكروموسومات غير المتزاوج وتخلف الكروموسومات غير المتزاوج وتخلف الكروموسومات غير المتزاوج وتخلف الكروموسومات غير المتزاوج وتخلف الكروموسومات

وكثيرا ما ينتج عن الوحدات الأحادية التى نصادفها فى أحاديات الكروموسوم تكوين كروموسومات طرفية السنترومير وكروموسومات صنوية النراعين وقد أمكن الحصول من أحاديات الكروموسوم السادس على خمسة نباتات اثنان منها تحمل وحدات أحادية طرفية السنترومير وثلاثة تحمسل كروموسومات صنوية النراعين وفى كل الحالات كانت نفس النراع من الكروموسوم السادس هى المشمولة فى العملية ولهذا فانه يمكن الفرض بأن الحلة الأحادية للكروموسوم هى التى تهيىء السبب فى عدم استقراره أثناء الانقسام وذلك بالرغم من أن ميكانيكيات العملية لا تزال غامضة والناء الانقسام وذلك بالرغم من أن ميكانيكيات العملية لا تزال غامضة و

وقد وجد سيرز أيضا ثلاثيات ورباعيات الكروموسوم (٦ س + ١) و (٦ س + ٢) في ت و فالجير وهذه الطرز ذات تأثير أقل على الحصوبة والحيوية من تأثير ما يقابلها من طرز أحاديات أو عديمات الكروموسوم ولكن من ناحية موضوع تعدد المجموعات واعتبار وجود تكرارات جزئيسة في المجموعات فانه مما يعنينا ملاحظة أن رباعي الكروموسوم الثاني يعوض تماما تقريبا عديم الكروموسوم ٢٠ وذلك الى حد منع استبعاد حبوباللقاح رباعي ٢ – عديم ٢٠ عن طريق المنافسة مع حبوب اللقاح العادية ومن هذا يمكن استخلاص أن الكروموسومين ٢ و ٤ متناظران الى درجة معقولة ولكن ليست الى الحد الذي يسمح بتزاوجهما في الفرد السداسي المجموعة العادي وهناك توفيق آخر معوض من هذا النوع (رباعي – عديم) يشمئل عديم الكروموسوم ١٦ ورباعي لكروموسوم غير معروف وتسمع دراسات التعويض هذه بالإضافة الى الامكانيات التي فتحها تكنيك عديمسات الكروموسوم بتعيين المجموعات الكروموسومية الثلاث التي تدخل في تركيب ت و فالجير وكذلك بتعيين التناظر الموجود بين المجموعات الثلاث الثالي الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث و المحموعات الثلاث و في تركيب ت و فالجير وكذلك بتعيين التناظر الموجود بين المجموعات الثلاث الثلاث الثلاث الثلاث و الثلاث و في تركيب ت و فالجير وكذلك بتعيين التناظر الموجود بين المجموعات الثلاث و الثلاث و المحموعات المحموعات الثلاث و المحموعات الثلاث و المحموعات الثلاث و

البابالسابع

التمط س الكرومويومية

يكشف التصوير الضوئى التوقيتى للخلايا الحية آثناء انقسامها عن التحركات والمناورات الدقيقة المعقدة التى تمر بها الكروموسومات خلال المراحل المتتابعة للانقسامين الميتوزى والميوزى ومثل هذه الصحور المتحركة تكذب الصورة الثابتة ، المستمدة فى العادة من دراسة المحضرات المثبتة الصبوغة ، وتؤكد بقوة أن الحلية أثناء انقسامها تعرض صورة من النشاط المستمر التغير ، نشاط ناشىء من اشتراك وتفاعل قوى تنبع أصلا من السيتوبلازم ومن الكروموسومات وهذه القرى ، التى لا يزال ادراكنا لها غير واضع وليست مفهومة تماما للآن ، تقبع أصولها دون شك فى الأنظمة والتفاعلات الكيميائية الحيوية التى تعمل داخل حدود الخلية الكامسلة السليمة ،

وقد قدمت فروض نظرية عديدة لتفسير الأوجه المختلفة لديناميكيات الكروموسوم والحلية والى أن نفهم هذه الانظمة نفسها على أساس فيزيائى وكيميائى ، فاننا لن نملك الا التكهن عن الميكانزمات التى تشملها والمسببة لها وليس حتما أن يدعو هذا الموقف الى أى فتور أو تثبيط ، حيث ان الظواهر الوصفية معروفة على نحو من التأكد ، وكما نعرف في معظم مجالات العلم أن الوصف يسبق دائما تحليل المسببات ، ودون شك فان التقدم السريع الحالى في البحوث السيتولوجية على المستويات الفيزيائية والكيميائية ينبئ بأن السيتولوجيا ستشهد سريعا حلول كثير من المشاكل التي تبدو الى هذه المحظة مستعصية الفهم ،

وتتجه جميع أوجه النشاط ، المرثية مجهريا والتى تحدث داخسال الخلية أثناء الانقسام الى تحقيق غرض واحد وهو توفير خلايا اضافية تكون أساسا من نفس التركيب الوراثى ، وسواء أسفرت عملية الانقسام عن مجرد

زيادة في عدد الخلايا كواحد من أوجه نمو الكائن أو كزيادة في عدد أفسراد الكائن، كما هو الحال في البكتريا والحيوانات الأولية (البروتوزوا)، أو أسفرت عن تكوين الحاليا الجنسية أو الأبواغ اللاجنسية فانه يبدو أن التغيرات التي تحل بالكروموسومات والسيتوبلازم متماثلة في التفاصيل ولربما في النشأة ٠

ويختلف الانقسام الميوزى عن الميتوزى فى أن الأحداث التى تجرى خلاله أكثر تعقيدا وأن النواتج التى تنشأ عنه أكثر تنوعا ولكن يمكن اعتبار هذه الفروق كتعديلات تواؤمية استتبت خلال مجرى تطور الأنظمة الجنسية وبالحكم على أساس الفروق التى تعرضها الطرز المختلفة من الخلايا ، فان الانقسام الميتوزى أيضا لابد وأن يكون قد مر بصور متنوعة من التطور خاصة به ، وذلك بالرغم من أن حدوث الانقسام الميتوزى على نحو يكاد يكون عاما فى الكائنات وبصورة منتظمة جيدة التكامل يمنع اعادة تكوين صورة مستنيرة لتطور الانقسام الميتوزى ٠

ويجب أن نذكر دائما ، خلال المناقشة التالية لديناميكيات الكروموسومات والسيتوبلازم أن هذه كالها ان هى الا ظواهر تواؤمية تمكن الحلية من تأدية وظيفة مكاثرة نفسها على أحسن وجه ، ولا يوجد أى معنى للنظر اليها على ضوء آخر ، ويمكن من باب التسهيل الفصل ، عرفيا ، بين أوجه النشاط التى تجهز الكروموسومات للانقسام وتلك التى توفر ميكانزم الانقسام ، فالأولى كروموسومية المنشأ والثانية سيتوبلازمية ،

ويجب منطقيا اعتبار ظاهرة تكوين الكيازما (العبور الوراثي) كجزء أساسى مكمل للنشاط الميوزى في الدور التمهيدي ولكنها ستمالج منفصلة في الباب التالي لأهميتها الوراثية السيتولوجية .

تكاثر الكروموسومات

من المكن على ضوء معلوماتنا الحالية أن نقرر تماما الطريقة التى تتكاثر بها الكروموسومات ذاتها والمشكلة فى طبيعتها الأساسية كيميائية حيوية حيث أن المفروض أن الكروموسومات تكون ، عن طريق عملية تحفيز ذاتى ، نسخة لنفسها من المواد المتيسرة المتوافرة فى جرتها المباشرة .

ومع غياب المعلومات الايجابية فان المقارنة المعتاد رسمها ، هي أن تكاثر الكروموسوم يماثل التكاثر في الفيروسات البللورية ، فالمفروض أنه يمكن للحبيبة الفيروسية ، في حالة النشاط الأيضى ، ان تعمل كطابع أو نموذج لعملية النسخ فالفيروسات عند دخولها الخلية تتكاثر في سرعة فتحول البروتين والحامض النووى الموجودين بالخلية أو المواد السبقية لها الى بروتينات الفيروس النووية ، ومع تزايد حبيبات الفيروس تتناقص كمية البروتين الموجودة بالخلية (فراى ـ ويسلنج ١٩٤٨) ، والمفروض أن بروتينات الخلية تتحول عند ملامستها أو تأثرها ببروتينات الفيروس ، الى وحدات تماثل في بنائها الكيميائي بناء الحبيبة المعدية ، والظاهر أن جزىء التربسين يتمتع بنفس الخواص فيحول أية مادة تمهيدية للتربسين في جيرته الى تربسين فعال ،

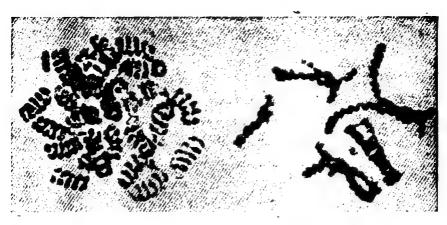
وتكتسب فكرة التناظر بين تكاثر الفيروس وتكاثر الكروموسوم تدعيما من قوة الحقيقة المعروفة بأن كلا منهما من البروتينات النووية وأخذت الأمور تبدو على أن البروتينات النووية تضغى تأثيراتها العميقة مباشرة أو غير مباشرة عن طريق عمل الانزيمات عير أنه اذا أردنا التقدم بالمناظرة الى مابعد هذه النقطة فلا مناص من الدخول في عالم التكهنات حيث انه من الواضح أن الوصول الى تفهمات واعية يجب أن يستند الى معرفة أكثر تفصيلا للتركيب الجزيئي للكروموسوم بالإضافة الى تفهم جميع طاقاته ، ولقد قدم دلبروك (١٩٤١) فرضا نظريا فذا عن التحفيز الذاتي لتخليق عديدات الببتيدات وعلاقته بتكاثر الكروموسومات والتزاوج والتنافر ولكن من الواضح أن التحقق من صحتها لابد وأن ينتظر مزيدا من التجارب والمنافرة الناتهارب والمنافرة المناس التحقق من صحتها لابد وأن ينتظر مزيدا من التجارب والمنافرة المنافر ولكن من التحارب والمنافرة المنافرة ولكن من التحارب والمنافرة المنافرة والمنافرة والمن

وهناك حقيقة واحدة مؤكدة وهى أن الجينات والكروموسومات ، فيما عدا بعض الاستثناءات النادرة ، تكاثر نفسها بدقة ، ونشاهد الأدلة على هذا التكاثر في كل انقسام للخلية وذلك عندما ينجلي كل كروموسيوم عن كرماتيدتين ، وكان الكثيرون يعتقدون أن هذا التكاثر يحدث لكل جين مرة في كل دورة للخلية (انظر دلبروك ١٩٤١) ، ولكن ليس هذا على أي حال بالأمر المؤكد حتى في الخلايا التي تنقسم بسرعة ، وقد ذكر هسسكنز (١٩٤٧) أنه لابد أن تمر الخلية في دورة انقسام لكي تظل ثنائية المجموعة أما في الحالات التي يحدث بها بعض التأخيرات كما في خلايا المي الوسطى مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات متعددة الكروموسومات (برجر ١٩٣٨ مثلا في البعوض حيث تظهر مركبات الميديد في البعوض حيث تطبير الميات متعددة الميات الميون حيث تطبير الميون الميات متعدد في البعوض حيث تطبير الميات الميات الميات الميات الميات المين الميات المي

وجرل ١٩٤٦) ، أو حيث يقف الانقسام دون أن يقف النشاط الخلوى كما في خلايا الفدد اللمابية في ذات الجناحين فان الكروموسومات تستمر في الانقسام لتعطى وحدات عديدة الحيوط (بوليتينية) أو خلايا متعددة المجموعات (موايت ١٩٤٦ ب) • وعلى هذا فان تكاثر الكروموسومات يجب أن يقع أثناء دور الراحة وليس خلال مراحل الانقسام النشيطة • كما يبدو أيضا أن هذا التكاثر عملية مستمرة ومستقلة عن انقسام الخلية وانقسام النواة وذلك بالرغم من وجود توافق بينها في الأنسجة الجنينية أو المرستيمية • وكثيرا ما أشير في المراجع السيتولوجية الى • وقت انشقاق الكروموسوم ، ولكنه غالبا ما تكون التفسيرات ليست بذات أعمية عامة وذلك لأن المؤثرات المختلفة تعطى أوقاتا مختلفة لحدوث الانشقاقات الفعالة • ولذلك فانه كثيرا التكاثر بالرغم من أن علاقتهما ثابتة لا يمكن فصمها • وحيث أن هذا الموضوع واضح الاتصال بالتركيب الكيميائي البنائي للكروموسوم فان استمراد مناقشته ستؤجل الى أن يبحث هذا الموضوع (الباب الحادي عشر) •

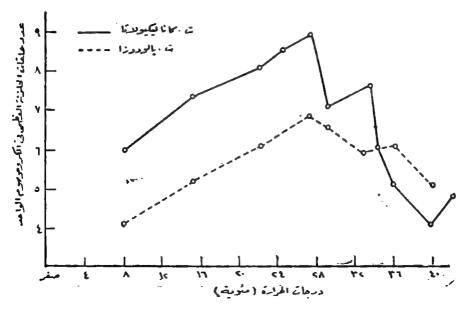
انكماش الكروموسومات

من الخصائص الميزة للكروموسومات أثناء الانقسام الخلوىالانكماش الكبير الذي يقع بها تدريجا مع تقدم الانقسام من الدور التمهيدي المبكر الى الدور الاستؤائي ومن الواضح أن هذه العملية هي وسيلة تواؤمية تسمح للكروموسوم الطويل أن يتم انقسامه في حيز ضيق نسببيا وحيث أن الكروموسوم الصغير يكون أكثر سهولة في التحرك على المغزل من الكروموسوم الطويل الرفيع وتكشف تحضيرات خلايا الدور الاستوائي في التريليوم أو الترادسكانتيا ، السابق معاملتها بأبخرة الامونيا أو بمحلول مخفف من سيانور البوتاسيوم قبل التثبيت والصبغ ، عن أن الكروموسومات الكبيرة مكونة من سلسلة من الحلقات الحلزونية المنضمة بعضها الى بعض على هيئة زنبرك سلكي (شكل ٧ - ١) وتعطى الحلقات الحلزونية في المحضرات الزائدة الاصطباغ المظهر المجعد الذي يشاهد عادة في كروموسومات الدورين والتركيب العاملي وربما التغذية ، ومن المفروض بصفة عامة أن الكروماتيسة والتركيب العاملي وربما التغذية ، ومن المفروض بصفة عامة أن الكروماتيسة



شكل ٧ ـ ١ أن الحلزنة الكبرى كما ترى في كروموسومات الدور الاستوائي الميوزي في الترادسكانتيا الى (اليسار) وفي التريليوم (الى اليمين) ٠

هى وحدة الحلزنة • ويمكن ملاحظة أن كلا من الكروماتيدتين مستقل فى حلزنته وذلك حيث تكون كل من الكروماتيدتين منفصلة عن الأخرى فى جلاء • وفى بعض الحالات كما فى الكروموسومات الميوزية فى العشرة بيوتو (هيوز



شكل ٧ _ ٣ العلاقة بين عدد حلقات الحلزنة الكبرى في الكروموسوم الواحد ودرجات الحرارة في توعين من الترادسكانتيا .

شريدر ١٩٤٤) قد أمكن بيان أن انصاف الكروماتيدات تنكمش وتنفصل مستقلة ولكن هذا لم يشاهد فى الخلايا الميتوزية • وفى معظم الكائناتلا يمكن فى الأحوال العادية تمييز أنصاف الكروماتيدات •

وهناك قليل من الشك في أن الانكماش في الدور التمهيدي في الانقسام الميتوزي والانقسام الميوزي يرجع غالبه الى نظام الحلزنة • ومن ناحية أخرى فان استطالة وانكماش الكروموسومات ، عندما لا تكون مصحوبة بتغيرات تركيبية مرتبة ، تجعل كل معالجة للأنظمة الداخلة في العملية معقدا • وقد تبين أن موضوع انكماش الكروموسومات خادع ومعقد وهو الذي كانت عمليته تعتبر في وقت ما بسيطة نسبيا • وبالرغم من النتائج التي حصلنا عليها خلال انقضاء عدة عقود من السنين في البحث المركز فانه لم يتحقق عليها خلال اتفاق عام في الرأى عن طبيعة الحلزنة أو عن نظام نشأتها التكوينية •

ويدور معظم الخلاف حول تفسيرات وحدات تركيبية تقع عند حدود قوة الاظهار • ولهذا السبب فانه يحتمل أن يكون أى تقدم آخر بطيئا ، حيث ان استعمال كائنات مختلفة لتوضيح نقاط الخلاف ، واحتمال وجود أنظمة مختلفة للحلزنة تعطى مظاهر تركيبية متشابهة , يمنع أى تعميم يشمل جميع ظواهر الانكماش •

فالى هذا التاريخ كان المجهر الالكتروني قليل الفائدة في تقدم الفهم في هذا الموضوع ولهذا فقد قيل على سبيل الدعابة ، ولكن مع كثير من الصحة، أنه يمكن للمرء في دراسة انكماش الكروموسومات أن يرى كل ما يرغب في مشاهدته ولا شيء أكثر من ذلك •

ويجب التمييز عند اعتبار موضوع الانكماش بين وطول الكروموسوم و و وطول الكرومونيما فالأول يدل على الطول الاجمالي للكروموسوم من أحد الطرفين الى الطرف الآخر دون الرجوع الى درجة حلزنة الكرومونيمات داخله ومن ناحية أخرى فان طول الكروموسوم هو أيضا وطول المادة المغلفة ، وطول الكرومونيما هو طول الحيوط الكروموسومية نفسها بغض النظر عن حالة المحلزنة بها ويمكن في الكروموسوم الحالي من الحلزنة قياس طول الكرومونيما بالقياس المباشر و أما طول الخيط المحلزن فلا يمكن تعيينه الا بمعرفة طول الكروموسوم وعدد وقطر تفات الحلزنة والمسافة بين كل منها والأخرى و وتظهر ضرورة الاحتفاظ بهذه التغرقة بين طرازى القياس حيث

أنه قد أمكن بيان: (١) امكان الوصول الى تحقيق تقصير طول الكروموسوم عن طريق تكوين نظام للجلزنة في كرومونيما ثابتة الطول (يهيى الحلاون السلكى الخاص بالأبواب شبيها ممتازا للمقارنة) (٢) امكان تغير طبول الكرومونيما الى درجة كبيرة دون حدوث تغير يناظره في طول الكروموسوم (هسكنز ١٩٤١) • (٣) امكان زيادة أو نقص طول الكرومونيما دون ظهور أى تغير تركيبي يتصل بنظام الحلزنة • وقد بين دورى (١٩٤١) هذه النقطة الأخيرة في كروموسومات الحلية البيضية الأمية في البرمائيات ، بينما بينها دانجلو (١٩٤٦) كذلك في كروموسومات الفدة اللعابية في الكيرونومس عن طريق دراسات مجهرية لمعالجات فنية مختلفة •

التغيرات في طول الكروموسوم وفي طول الكرومونيما

يمكن دراسة كروموسومات الدورين الاستوائى والانفصالى بسهولة أكثر لأنها تمثل حالة من الانكماش أشد من الموجودة فى الأدوار المبكرة وكذلك لأنه يسهل تقدير درجة الانكماش من خلايا محضرة باستعمال طرق أو تكنيك البطء والانكماش أكبر ما يكون فى الخلايا الميوزية ، وليس من الضرورى أن يكون واحدا فى جميع طرز الخلايا الميتوزية (جدول ٧ ـ ١) وفى

جنول ۷ - ۱
متوسط أطوال الكروموسومات بالميكرون في الدور التمهيدي (ت) والدور الاستوائي (س)
في الانقسامين الميتوزي والميوزي (ساكس وساكس ١٩٣٥) ٠

الانقسام الميوزي		الانقسام الميتوزي			النوع	
	,	الصغير	البوغ	الجلارى	الطرف	_
س	ت	س	ت	س	ా	
4	٩٨	١,,	77	14	٤٨	فيشيا فابا
٩	۸۱	17	71	71	٥٦	نوع من الترادسكانتيا
18	۸۳	١٥		77	40	ليليوم ريجال
٨	71	_		١٤	۳۷	سیکیل سیریل
		Ì				

الخلايا الميوزية تجرى عادة عمليات القياس هذه في الدور الضام على أنه يمثل الدور التمهيدي • ولكن الاتفاق عام على أن كروموسومات الدور القلادي أطول من الكروموسومات في الدور الضام • ويبلغ طول الكروموسومات في الدور الضام ، تبعا لساكس وساكس (١٩٣٥) ، من سبع الى عشر مرات طولها في الدور الاستوائي الميوزي • وهذا يمثل درجة من الاختزال في الطول أكبر كثيرا عن التي يتميز بها الانقسام الميتوزي حيث نجد أن نسبة الانكماش الأكثر شيوعاً هي من ٢ : ١ الى ٤ : ١ ٠ وقد بين مانتون (١٩٣٩ و ١٩٥٠) في دراسة للسرخس الملكي (ازموندا ريجالس) أن كروموسومات الدور القلادي أطول من كروموسومات الدور الضام بمقدار ٥٠٪ ولذلك فان درجة الانكماش الاجمالي للكروموسومات الميوزية هي أكبر حتى في المقدرة من الدور الضام وقد أشار مانتون أيضا الى أن طول الكروموسوم في الدور الضام يساوي طوله تقريباً في أبكر مرحلة يمكن قياسه فيها في الدور التمهيدي الميتوزي • وهكذا فأن طول نفس الكروموسوم في الدور القلادي أطول كثيرا منه في الانقسام الميتوزى • وقد وجد مانتون من حساب لطول الكرومونيما أثناء المراحل المختلفة في الانقسامين الميتوزي والميوزي ، أنه لم تظهر تغيرات في طولها أثناء الانقسام الميتوزي في حين كان طولها أثناء الانقسام الميوزي أقصر منه في الكروموسومات الميتوزية بما يتراوح من ٣٣ الى ٥٠ في الماثة ٠ وهو انكماش عزى الى تقلص اضافي للبيفات الكرومونيمات ، تماما كما يتقلص الكراتين أو الميوزين عن طريق الانطواء المتعرج لجزئيات البروتين • وتزداد الكروموسومات في القصر تدريجا خلال كل من الانقسامين الميتوزي والميوزي ٠

وبصنفة عامة لا تتفق البيانات المستمدة من الدراسة التفصيلية لكروموسومات التريليوم مع ما ذكرناه عالية (هسكنز ١٩٤١) ، فقد وجد هسكنز والمشتغلون معه به مع اعتبار الكروموسومات الخبسة في المجموعة الأحادية وحدة به أن طول الكروموسومات في الانقسام الميوزي يزداد في الدور التشتتي من ٨٦ الى ١٢٥ ميكرونا ثم يأخذ في التناقص الى حوالي ١٠٠٠ميكرون في الدور الاستواثي الأول ، ويستمر هذا الطول دون تغير الى الدور الانفصالي الثاني حيث يتناقص الى حوالي ٨٠ ميكرونا ، وهو طول يقارب ما يوجد في الدورين الاستواثي والانفصالي في الانقسام الأول للأبواغ الصغيرة ، غير أن الطول في الكرومونيما يتباين بدرجة كبيرة ، فيتغير طولها بعملية استطالة من ١٠٤٠ ميكرونا في الدور القلادي الى ١٠٤٠ ميكرونا في الدور التلاوير، الضام والانفراجي والتشتتي

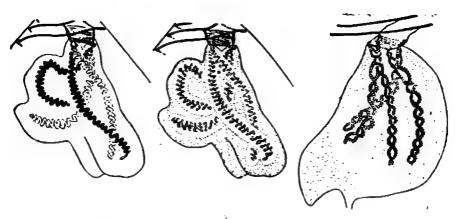
المبكر فان الطول يزداد بعملية استطالة ثانية الى ٢٠٠ فى أواخسس الدور التشتتى والى ٣٠٠ فى الدور الانفصالى التشتتى والى ٣٠٠ فى الدور الانفصالى الأول ، ويحتفظ بالطول الأخير الى الدور الانفصالى الثانى ٠ وفى الانقسام التالى للبوغ الصغير يصل ثانية طول الكرومونيما فى الدور التمهيدى الى حوالى ١٠٠٠ ميكرون ثم يتناقص الى ٦٥٠ ميكرونا فى الدور الاسمتواثى ثم يستطيل الى ١٠٠٠ فى الدور الانفصالى ٠

وحيث انه من الواضع في انقسام الأبواغ الصغيرة أن أطوال الكروموسومات متساوية تقريبا في الدور الاستواثي والدور الانفصالي في حين تختلف أطوال الكرومونيما كثيرا ، فلابد أن هذا يعني أن الكرومونيما أكثر انضماما في لفاتها في كروموسوم الدور الانفصالي عنها في كروموسوم الدور الاستواثي (سعبارو ١٩٤٢) • ومن الواضع أيضاً من مقارنة أطوال الكروموسومات والكرومونيمات من الدور التشتتي الى الدور الاستواثي الأول أن انكماشا في الأولى قد يصاحبه زيادة في الثانية • ولم تجر دراسات دقيقة مماثلة في كاثنات أخرى ولذلك فليس هناك تأكيد عن مدى الانطباق العام لهذه المعلومات •

حلزنة الكروموسومات

من الضرورى قبل معالجة موضوع حلزنة الكروموسومات أن نمهد لها بالنظر فى المصطلحات المستعملة • فالموجود بالمراجع عن هذا الموضوع مربك الى أقصى الحدود بسبب تداخل تعاريف كثير من المصطلحات • ومسع أن المصطلحات المستعملة هنا قد اختيرت بعد اعمال الرأى ، فأنه قد روعى ما أمكن أن تكون متفقة مع الاستعمال العام •

وتعرض الكروموسومات الميتوزية الكبيرة عادة مظهرا ممتلئا عنسه تحضيرها بطرق التكنيك العادية للتثبيت والصبغ • غير أنه يمكن ، عن طريق معاملات سبقية بالماء الساخن أو سيانور البوتاسيوم أو أبخرة الأمونيا ، بيان أن كل كروموسوم عند الدور الاستواثى يكون على هيئة حلزون • وتماثل الحلزنة الى حد ما تلك الموجودة في زنبرك سلكي طويل (شكل ٧ – ٣) • واللفات الفردية أو الحلقات تؤلف الحلزون الميتوزى أو القياسي الذي يتجدد خلال الدور التمهيدي لكل انقسام ويظل عدد الحلقات وقطرها ثابتين في حدود



شكل ٧ ـ ٣ : كروموسومات المدور التمهيدى في الحيوان الأولى مولوماستيجوتويديس تيوسيتالا مبينة الحازنة الكبرى (الى اليسار) والحلزنة الصغرى (في الوسط) في الكروماتيدات المنفسلة • ويبين الرسم الى اليمين الالتفاف النسبى • الذي يمكن أحيانا أن يرق وجودة بيخ أضاف الكروماتيدات • المغزل مستطيل الشكل ويعتد بين السنتريولين الرفيعين الطويلانية معقولة ، وليس ذلك فقط في خلايا الفرد الواحد بل وفي خلايا الأفراد المختلفة المنوع الواحد • ويدل الانفصال الحر للكروماتيدات في العور الانفصال الذي يتم دون تشابك على أن الكروماتيدة هي الوحدة في عملية الحلزنة • الذي يتم دون تشابك على أن الكروماتيدة هي الوحدة في عملية الحلزنة • ومع مرور الكروموسومات المحلزنة الميتوزية قد تلاشي معظمها ولا يبقى من الدور التمهيدي التالي تكون الحلزنة الميتوزية قد تلاشي معظمها ولا يبقى من آثارها الا التواءات مفككة لا تلبث أن تستقيم وتنمحي تماما عندما تدخل الكروموسومات في دورة جديدة للحلزنة الميتوزية • وتعرف هذه الالتواءات الالكروموسومات أو الحلزنة الأثرية (شكل ٧ ـ ٣) •

وفى الدور التمهيدى الميتوزى فان الكروموسومات تكون طويلة نسبيا تتألف من كروماتيدتين تلتف كل منهما حول الأخرى بالطريقة التى يلتف بها سلكا الحبل الكهربائى المزدوج (شكل ٧ – ٣) • ومع تقدم الدور التمهيدى وازدياد قصر الكروموسومات تتخلص الكروماتيدتان من التفاف كل منهما حول الأخرى وفى النهاية يرقدان جنبا الى جنب • والظاهر أن هذه العملية تكون مصحوبة بدوران أطراف الكروماتيدات مع بقاء السنترومير غير المنقسم وظيفيا على اعتباره النقطة الوحيدة الثابتة فى الكروموسومات • ويؤلف الالتفاف المفكك لكل من الكروماتيدتين حول الأخرى ما يعرف بالالتفافات النسبية •

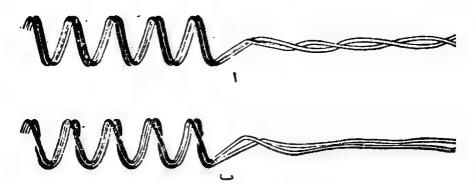
ويرجع أصل الالتفافات النسبية الى الحلزنة الميتوزية في الدور الانفصالي

السابق ، تماماً كما هو الحال فى الالتواءات الأثرية • ومن المكن تفسير نشأتها بأحد وجهين : فاذا كان الكروموسوم فى الدور الانفسالى فردى الحيط فى تركيبه ، كما يتمسك بذلك دارلنجتون (١٩٣٧ أ) ، فان انقسامه أو تكاثره الطولى فى بداية الدور التمهيدى بالاضافة الى استقامته بعد ذلك سيترك الكروماتيدتين متشابكتين • ويمكن تمثيل هذه الظاهرة بسهولة عن طريق قطع شريط حازونى من الورق على مدى مستواه الطولى دون السماح للأطراف بالدوران • فأن مد الشريط الى كامل طوله سيكشف أن الشطرين الطوليين له سيكونان ملتفين الواحد منهما حول الآخر فى التفاف مفكك طويل •

ويستند التفسير الثانى على الفرض النظرى اتقائل بأن الكروموسوم في الدور الانفصالي يكون منقسما فعلا ، وهو فرض مقبول عامة ، وأنه كان على هذه الحال في الوقت الذي كانت تجرى به في الدور التمهيدي الحلزنة ككروماتيدة و وحدة الحلزنة في الدور التمهيدي فان تلاشي الحلزنة القياسية عندما يحل الدور التمهيدي التالي سيسيترك الكروماتيدات الجديدة (وهي أنصاف الكروماتيدات في الانقسام السابق) في حالة التفاف نسبي و ولا يوجد عدد من الالتفافات النسبية في الدور التمهيدي المبابق السابق ولكن ربما يعزى الفرق بين العددين الى الواقع في أن دوران أطراف الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الكروماتيدات أثناء حدوث الانكماش ينتج عنه نقص في عدد الالتفافات حتى الايتقافات حتى الله القليل أو تتلاشي تماما و الله القليل أو تتلاشي تماما و الكروماتيدات أثناء حدوث الاستوائي ، الا القليل أو تتلاشي تماما و المناور الاستوائي و المناور الاستوائي و الكروماتيدات أنه و الميروماتيدات أنه الميروماتيدات أنه و الميروماتيدات أنه القليل أو تتلاشي تماما و الميروماتيدات الميروماتيدات الميروماتيدات أنه الميروم الاستوائي و الميروماتيدات أنه القليل أو القليد و الميروم الالميروم الميروم ال

وستفيد اضافة مصطلحين آخرين في توضيح علاقات الحلزنة الميتوزية فيقال للكروماتيدتين اللتين تلتف الواحدة منهما حول الأخرى في الدور التمهيدي بأن (حلزنتهما التفافية أو اشتباكية بلكتونيمية) (شكل ٧ - ٤)أى أنه لا يتيسر للكروماتيدتين أن تنفصلا جانبيا على مدى طولهما دون دوران أطرافهما ومن ناحية أخرى ، يقال للكروماتيدتين أن حلزنتهما جانبية أو خالصة (باراليمية) اذا كان من المتيسر للكروماتيدتين المحلزنتين معا أن تنفصلا جانبيا دون تشابك ويتبين الطراز الأخير من الحلزنة على أحسن وجه من الحلزنة المستقلة للكروماتيدتين أثناء الانقسام الميوزي مما يسمح لها بالانفصال الجانبي الحر في الدور الانفصالي الأول و

وبقصد التوضيح يمكن صنع هذين الطرازين من الحلزنة المتشابكة أو



شكل ٧ _ ٤ : (أ) حلزنة التفافية أو اشتباكية (بلكتونيمية) و (ب) خالصة أو جانبية (بادانيمية) • يؤدى شد الحلزون الأول الى التفاف نسبى للكروماتيدتين وبنفس الطريقسة يؤدى انثانى عند شده الى ترك الكروماتيدتين حرتين •

الخالصة باستعمال قطعتين من السلك وذلك بنفهما حول قضيب مع مراعاة توازى السلكين دائما • فاذا سحب الحلزون بعد ذلك ، كاملا من القضيب م ثم شد من الطرفين حتى ينفرد نجد أن السلكين يلتف كل منهما حول الآخر في التفاف نسبى أو متشابك • وكذلك يمكن صنع حلزون من الطراز الجانبى أو الخالص باستخدام نفس السلكين وذلك اذا راعينا أن ندور بالسلكين معا نصف دورة (١٨٠٠) في الاتجاء العكسى لكل نفة كاملة حول القضيب • غير أن هذا التوضيع لا يتضمن باية حال أن الكروموسومات تتبع في حلزنتها هذه الطريقة •

ويمكن مقارنة صورة الحلزنة في الانقسام الميوزى بما نجده في الانقسام الميتوزى غير أنها تكون تعقيدا ويرجع ذلك الى حدوث التزاوج (التلاصق) وتكوين الكيازمات ، وكذلك الى المدرجة الكبرى من التقلص التي تصل اليها الكروموسومات ، وتتميز الوحدات التزاوجية الثنائية (الثنائيات) في المدور الاستوائى في كائنات مثل التريليوم والترادسكانتيا (شكل ٧ _ ١) بالحلزنة الواضحة ذات القطر الأكبر واللفات الأقل في العدد عن الموجود في نفس الكروموسومات في المدور الاستوائى الميتوزى ، وهذه هي الحلزنة الكبرى فهي رغم الاختلاف في التسمية تناظر الحلزنة الميتوزية ،

ولا يتبين في الدور الاستواثى انفصال الكروماتيد تين في الكروموسومات المحازنة ولكن انفصالهما الحر أثناء الدور الانفصالي يدل على طبيعة حلزنتهما

الجانبية أو الخالصة و والاضافة الى ذلك فانه يمكن ، فى التحضيرات الواضحة فى الترادسكانتيا ، تمييز حازنة ضيقة الحلقات والحلزنة الصغرى والتي تمتد على طول الحازنة الكبرى وتتعامد معها وقد اكتشفها فيوجى سنة المجدل فى الترادسكانتيا غير أن وجودها فى الكائنات الاخرى لا يزالموضعا للجدل و وفى حين لا يبدو وجود شك فى أن الكروموسومات الكبيرة فى الترادسكانتيا مزدوجة الحلزنة فان هسكنز (١٩٤١) قد صرح بأن الحلزنة الصغرى فى التريليوم لا تخرج عن أنها مجرد تموجات فى الكرومونيما ولكن من ناحية أخرى قد قدم كولمان وهيلارى (١٩٤١) وكيف (١٩٤٨) دليلا فوتوغرافيا معقولا على وجود الحلزنة الصغرى فى نفس هذا الكائن و ومن المحتمل تماما أن يكون للفترة الزمنية للحلزنة بعض التأثير على نشأة وتكوين الحلزنة الصغرى مما يسمح بتفسيرات مختلفة حتى فى نفس الأنواع و

وكما هي الحال في الانقسام الميتوزي قد توجد الحلزنة الأثرية دبقايا المحلزنة ، والالتواءات النسبية في الانقسام الميوزي ، الأولى بصفة قاطعة والثانية مع الاحتياط (التحرز) ، فاذا اعتبرنا أن الكروموسوم في الدور القلادي منقسم طوليا فلابد وأن يكون أيضا به التفاف نسبي كما هي الحال في الدور التمهيدي الميتوزي ، غير أن هذا استخلاص يتوقف قبوله على الفرض الأساسي الذي يبدأ منه الباحث ، وليس هناك اتفاق عام على ذلك ،

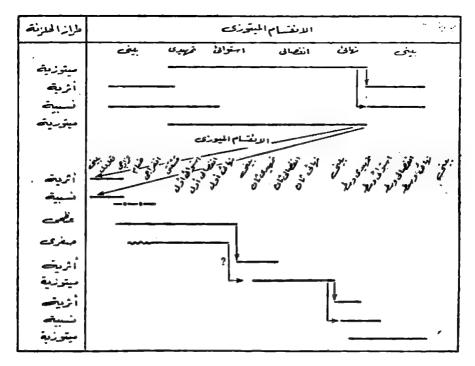
ويختلف المصير النهائي للحلزنة الميوزية في الكائنات المختلفة • فتختلف المترادسكانتيا عن التريليوم وهما أكثر نباتين فحصا بدقة • فالأول وهو يعتبر أكثر قربا في تمثيله لكل من النباتات والحيوانات يفقد حلزنته الكبرى في الدور البيني الميوزى • ومن المعتقد أن حلزنته الصغرى تتسع حلقاتها لتعطى الحلزنة الواضحة في الدور الاستوائي الثاني • وتظهر بقايا حلزنة الدور الاستوائي الثاني في الدور التمهيدي لأول انقسام (للبوغ الصغير) يلى العملية الميوزية كحلزنة أثرية أو التفافات نسبية • أما في التريليوم فلا يوجد دور بيني وتبقى الحلزنة الكبرى خلال انقسامي العملية الميوزية (ينتقل المدور الانفصالي الأول مباشرة الى الدور الاستوائي الثاني دون أية مراحل المخرى بينها) لكي تفقد أخيرا كحلزنة أثرية في الدور التمهيدي في الأبواغ الصغيرة • الا أن الفرق بين الجنسين ليس فرقا في النوع ولكنه فرق في المدوحة •

ويلزم أيضا الاشارة الى أنه فى المحضرات الواضحة للكروموسومات الكبيرة تكون الكروماتيداتمنقسمة مرة واحدة على الأقل الى أنصاف كروماتيدات وذلك فى الدورين الاستوائى والانفصالى • وتكون الحلزنة دائما فى هسنه الأنصاف من النوع الخالص مع احتمال استثناء بعض المواد المعاملة بالتسخين حيث تنحل الحلزنة نتيجة للتقلص الزائد (سوانسون ١٩٤٣ ج وكاوفهان حيث تنحل الحلزنة نتيجة للتقلص الزائد (سوانسون ١٩٤٣ ج وكاوفهان الانقسام الأول للبوغ الصغير والتى يعرف بها وجود علاقة حلزنة من الطراز الخالص (سبارو ١٩٤٢) • وقد بين ميكى (١٩٤٦) وجود حالة مماثلة فى النطاط رومالى • ويوضح الشكل (٧ - ٥) بطريقة تخطيطية الدورة الكاملة للحلزنة من الدور التمهيدى الميوزى الأول الل الانقسام الأول للبوغ الصغير •

ولا يوجد اتفاق في الرأى فيما يتعلق بنشأة الحلزنة وما يتبع ذلكمن سلوك لها خلال الانقسام الخلوى و وينبع هذا الخلاف في معظمه من الصعوبات التي تصادف عند تحديد ميكانيكيات أية عملية عن طريق دراسة مادة محفوظة في الحالة الاستاتيكية ، وكذلك من الاختلافات في تفسيير خصائص تركيبية معينة للكرومونيمات تؤثر في عملية الحلزنة أو تنتج منها عير أن هناك بضع خصائص معروفة الى درجة كبيرة من الثقة والتي يجب تفسيرها عن طريق ميكانزم شامل للحلزنة و

وهكذا يعرف (١) أن الكروموسومات الحلقية في الدروسوفلا وفي الذرة يمكنها التقلص أو الانكماش وأن يتم الانفصال بين كروماتيدتيها دون أن تتشابك في الدور الانفصال (قد تتشابك أو لا تتشابك الكروماتيدات في الذرة تبعا لحجمها ومدى وقوع العبور بين الكروماتيدات الشقيقة) و (٢) أن اتجاه الحلزنة على جانبي السنترومير يمينيا كان اتجاهها أو يساريا فانه يكون عشوائيا و (٣) أن انعكاسات في التجاه الحلزنة قد تحدث في ذراع الكروموسوم. وقد أمكن بيان أن هذه الانعكاسات في الكروموسومات الميوزية ليس لها علاقة بتكوين الكيازمات ومستقلة عنها (هسكنز وويلسون ١٩٣٨) في حين أنه وجد في الحيوان الأولى سبيروتريكونيمها أن الكروماتيدات الشقيقة للكروموسومات الميتوزية تختلف في اتجاه الحلزنة وكذلك في مواضع انعكاسات اتجاهها

وترتبط الحالة التي تكون عليها الحلزنة بالميكانزم الذي يحكم هلله



شكل ٧ - ٥ : علاقة طرز الحزنة المختلفة بدورة الانقسام في كل من الانقسامين الميتوزي والميوزي و الأسهم الرأسية تصل أنظمة الحلزنة المرتبطة ، فمثلا يؤدي حل الحلزنة الميتوزية في الانقسامات الميتوزية الى الحلزنة الاثرية والالتفافات النسبية في الانقسام التالى و وصل الأسهم المطويلة الماثلة آخر انقسام ميتوزي سابق للميوزي بالحلزنة الأثرية والالتفافات النسبية في الدور التمهيدي الميوزي و ويمثل الخط مع النقط في الانقسام الميوزي الالتفاف النسبي بين الكروماتيدات الشقيقة (صنا بين النظيرين ويجب التفرقة بينه وبين الالتفاف النسبي بين الكروماتيدات الشقيقة (صنا يفترض أن كروموسومات الدور القلادي ثنائية التركيب طوليا) و ويدل الجزء الموج في الحلزنة الصغري على عدم التأكد من وقت بدء نشاته ، في حين أن علامة الاستفهام الى جانب السهم الذي يصل الحلزنة الصغري في الانقسام الأول الميوزي مع الحلزنة الميتوزية في الانقسام الشاني الميوزي تدل على عدم التأكد من الملاقة بينهما ،

الظاهرة بطريقة لايمكن فصلها عنها • وفي حين أنه قد تعدت التفسيرات الوصفية للحلزنة فان التوصل الى تفسير ميكانيكي أو كيميائي لها قد غاب عن نظر باحثى السيتولوجيا • وستظل الحال كذلك حتى يصبح فهمنا للخواص الفيزيائية والكيميائية للتركيب البنائي أكثر تماما وكمالا • وقد افترض دارلنجتون (١٩٣٥) وجود حلزنة جزيئية تحدد سرعة داخلية يتعين على أساسها طابع السلوك المرئي مجهريا • ويؤدي هذا الفرض النظرى الى

اعتبار ان كروموسومات الدور الاستوائى ذات الحلزنة المضمونة الجلقات تقع تحت حالة من التوتر، وهو فرض يؤيده ما شوهد من أنه تحت طروف معينة من المعاملات كالتعرض للحرارة أو أبخرة الأمونيا أو محلول سيانورالبوتاسيوم تتراخى حلقات الحلزنة الى الحد الذى تختفى معه والامتداد المنطقى لهذه النظرية الجزيئية للحلزنة هو أن نعتبر أن التشكيلات التركيبية للأحساض النووية والبروتينات فى الهيكل الكروموسومى هى التى تحكم حلسزنة الكروموسومات ويظهر من دراسات التركيب البنائى للاحساض النووية والبروتينات أن الحالة الطبيعية لهذه الجزيئات هى أن تكون على هيئة لوالب حلزونية و

وفى التفسيرات الخاصة بمنشأ الحلونة ، برزت المسادة المغلفسة للكروموسومات فى الصورة ، فقد افترض ساكس وهمفرى (١٩٣٤) أن الحلزنة الكبرى فى الترادسكانتيا هى نتيجة لتقلص المادة المغلفة التى تجبى الكرومونيمات المستقيمة على أن تنتظم فى شكل حلزونى ، ولقد استخلص هسكنز والمشتغلون معه (هسكنز ١٩٤١) أن استطالة الكرومونيمات داخل مادة مغلفة ثابتة الطول تؤدى الى نفس الشىء فى التريليوم ، ويتفق كولمان وهيلارى بصفة عامة مع تفسيرات هسكنز فيما عدا أنهما اعتبرا أن الاستطالة الظاهرية للكرومونيمات ما هى الا نتيجة زوال الحلزنة الصغرى التى كانت موجودة فى الدور الانفراجى ، وينبىء انعكاس اتجاه الحلزنة بأن بدءالحلزنة مع بطريقة حرة فى أى موضع من الكروموسوم ، ودور المادة المغلفة فى الحلزنة مقبول من كووادا (١٩٣٩) ونيبل (١٩٣٩) ولكن دارلنجتون ينكره (١٩٣٧) و

وبصرف النظر عن الميكانزم المسئولة عن نشأة الحلزئة فان تتابسع تكوينها يسير من حلقات كثيرة ضيقة القطر في الدور التمهيدي المبكر الى حلقات قليلة متسعة القطر (جدول V-V) • وتحكم الحرارة وربما العوامل الوراثية درجة الحلزئة التي توجد في فرد من النبات أو الحيوان (شكل V-V) • وقد تحقق هذا للانقسام الميتوزى في الهامستر الذهبي (كولر 19۳۸) وفي التريليوم (سبارو 19٤٢) وللانقسام الميوزى في الترادسكانتيا (سوانسون 19٤٣) وفي الزموندا (مانتون 1900) •

وفى الانقسام الميوزى يظهر بالكروموسومات فى العور القلادى حلزنة اثرية استمرت كبقايا للحلزنة الميتوزية السابقة و وتظهر الكرومونيمات مزدوجة طوليا ولكن شكوك المساهدات تجعل من الصعب تقرير وجود التفاقات نسبية بالكروماتيدات ويجب ونظريا وجودها اذا كانت الكروموسومات مزدوجة التركيب كما تظهر الكروموسومات فى الدور القلادى أيضا تركيبا حبيبيا أو ما يعرف وبالكروموميرات التى وصفها كثير من البحاث وقد أمكن اظهار أن هذه الكروموميرات وفي الحيلايا الأميسة للأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا وفى الخلايا الأمية للاسبرمات فى النطاط وقى التكوين فى الدور البيني أو الدور تتألف من خلقات دقيقة تمثل بدء النظام الحلزوني وحيث أن الحلقات تبدأ فى الدور البيني أو الدور النهائي السابق للانقسام الميوزى (ريس ١٩٤٥) وفانها تكون غير منتظمة نوعا ما فى الحجم والعدد ولكن تتخذ الكروموسومات مع تقدم الدور التمهيدى ومع استمرارها فى التقلص تحديدا خارجيا آكثر انتظاما و

ويصحب نقص الحنة ات في العدد زيادة في قطر الحلقة • ونتيجة لذلك يمكن اعتبار تكوين التركيب البنائي المحلزن الذي يمتد الى الدورين الاستوائي والانفصالي على أنها عملية اختزال للحلزنة أو استبعاد لحلقاتها ، واعتبار الفترة التي تنشأ فيها الحلقات في الدور القلادي أو أبكر من ذلك فتسرة للحلزنة • وكما ولا يتم زوال الحلزنة الا بفقد الحلزنة الأثرية في الدور التمهيدي التالى • وكما أوضع كولر (١٩٣٨) وسبارو (١٩٤٢) فان تفسيرا مشابها ينطبق في حالة الكروموسومات الميتوزية (جدول ٧ _ ٢٧) •

جدول ٧ _ ٢

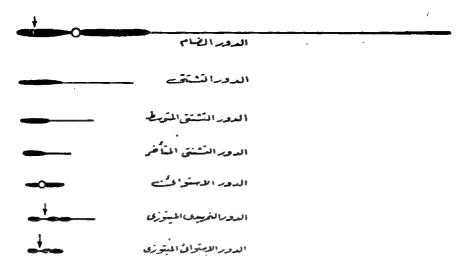
الطول الكرماتيدى باليكرون وعدد حلقات الخلزنة في كروموسومات المجموعة الأحادية الخمسة عند الأدواد المختلفة للانقسام الخلوى في الأبواغ الصغيرة للتريليسوم جرائدى فلسوروم (سبارو ١٩٤٣) •

عدد حلقات الحلزنة	الطول الكروماتيدي	دور الانقسام
300	757	الدور التمهيدى المبكر
404	7.4	الدور التمهيدى المتوسط
179	107	الدور التمهيدي المتأخر
14.	٩.	الدور الاستوائى
14.	90	الدور الانفصالي

ويقتضى قبول التفسير السابق قبول عدد من النتائج الإضافية ، فذلك يعنى أن التجاذب التزاوجي بين الكروموسومات أثناء الدور التلاصقي أو الدور الضام يقم في الوقت الذي تكون فيه الكروموسومات في الحسالة المحارثة وليس عندما تكون ممتدة تماما في حالة خالية من الحارثة كمل كان يعتقده سابقا أغلب باحثى السيتولوجيا • ويعنى أيضا أن الكرومونيمة وهي الوحدة الأساسية للكروموسوم خيط متجانس مجهريا ولا يتميسن طوليا بأجسام حبيبية الشكل من أي نوع كان • وعلى هذا ، كما قور ريس (١٩٤٥) , فان التميزات الموجودة بالكروموسومات الميتوزية (والميسوزية أيضًا ﴾ والاختناقات الابتدائية والثانوية ، والتوابع ، والمناطق الهتروكروماتينية ما هي الا تعبيرات مختلفة للحلزنة التباينية للكرومونيمات و وقد مد ريس فرضه ليشمل كرومومرات الكروموسومات الفرشائية في البرمائيات وشرائط، كروموسومات الغدد اللعابية • ولكن معالجة هذه الكروموسومات وشدها بالايس المجهرية دون فقد لتركيبها الكروموميرى يدل على أنه ليس من الضروري أن تكون جميم الكرومومرات قابلة للتفسير على أساس نظام للحلزئة (دوري ١٩٤١ ، دانجاو ١٩٥٠) ٠ ولكن من ناحية أخرى فسرجول (١٩٥٦) التركيب الكروموميرى للكروموسومات الفرشائية على أساس نظام للحلزنة (شکل ه ـ ۱۵) متفق في ذلك مم ريس ٠

غير أنه من المؤكد أن الأجسام الهتروبكنوزية كالكروموسومات X في ذكور النطاط تكون حلقات حلزنتها مضمومة في حين أن حلقات الاوتوسومات تكون في حالة أقل تكاثفا (كولمان ١٩٤٣ وهوايت ١٩٥٤) وعلى ذلك فانه من المكن أن تعرض كروموسومات مختلفة أو أجيزاه من كروموسومات درجات مختلفة من الحلزنة في نفس الخلية • هذا ويستدل من دراسة براون (١٩٤٩) لانكماش الكروموسومات في الطماطم (شكل V - T) على أنه قد يكون آكثر أهمية أن نعرف على وجه التآكيد التركيب البنائي للعقد والكروموميرات في الذرة فيما يتملق بحلزنتها أو خلوها من الحلزنة •

وفى الوقت الذى لا توجد فيه بيانات تجريبية عن العلاقة بينالعلزنة الكروموسومية والعبور فهناك بعض الاهمية للاهارة الى أن الكروماتيدة هى الوحدة الأساسية لكلتا العمليتين وفوق هذا فقد اعتبر دارلنجتون (١٩٣٧ أ) أن تخفيف الالتفافات النسبية بن الكروموسومات النظرة يؤدى الى العبور -



شكل ٧ ـ ٦ : رسم تخطيطى لتوضيح التغيرات فى طول الأجزاء الصبغية (الجزء السبيك) وغير الصبغية (الجنا الرفيع) من الكروموسوم النوبى فى الطماطم كدالة لمراحل الانقسام الميوزى والمبتوزى و تشير الأسهم الى منطقة النوية أما الدائرة المفتوحة أو الاختناق فتدل على السنترومير و

فى حين أوضع سبارو (١٩٤٢) ان زوال الحلزنة من الكروماتيدات يمحو الالتفافات النسبية • وينبى التوافق الزمنى بين الحازنة والعبور أثناه الانقسام الميوزى أن العمليتين متصلتان الى درجة أكثر قربا مما كان يبدو الى الآن •

التلاصق أو التزاوج

فى جميع المواد المعتاد دراستها سيتولوجيا التى من أصل نباتى أو حيوانى مثل أفراد مستقيمة الأجنحة أو عائلتى النجيلية والزنبقية ، نجد أن التلاصق أو التزاوج بين الكروموسومات النظيرة هـو أحـد معالم الانقسام الميوزى المميزة ، وفى هذه الكائنات ، تبدأ العملية ، طبقا للتعريف ، فى الدور التزاوجي وهو الدور الذي ينشط فيه التزاوج ويصل الى كامل غايته في الدور الضام ، وهو الدور الثابت لعملية التزاوج وبعد ذلك ينتهى التلاصق بحلول الدور الانفراجي حين تصبح صورة انفتاح الخيوط فى الوحدة الثنائية مرثية ، والتلاصق بصفة عامة ،عملية يحكمها تناظر الكروموسومات ،ويكون

تلازم الخيوط ، فى الانقسام الميوزى على الأقل ، مثنى مثنى وذلك حتى فى الخلايا التى يوجد بها فى نفس الوقت ثلاثة أو أكثر من الكروموسومات المتناظرة •

غير أن عملية التلاصق لاتخلو من التباينات الخاصة بها • فغى الذرة يستمر الجهد لتحقيق التلاصق مثنى مثنى بين الخيوط حتى ولو اقتضى ذلك تزاوج بعض الأجزاء غير النظيرة (رودز وماكلنتوك ١٩٣٥) • فعشلا فى نبات للذرة ثلاثى لأحد الكروموسومات ، قد يجد أحد الكروموسومات الثلاثة النظيرة نفسه ، نتيجة للتنافس على التزاوج ، دون قرين • فاذا حدث هذا ولكى يشبع هذا الكروموسوم ميله فى التزاوج مئنى مثنى ، فانه ينطوى على نفسه وتتزاوج بعض أجزائه مع البعض الآخر لانظيريا • وينطبق هذا بصفة خاصة على كروموسومات الطرز B فى النيرة ، مما ينبىء بأن الهتروكروماتين قد يحدد الى درجة معينة هذه العلاقة من التزاوج الشاذ غير النوعى • وفى العادة ، لا يؤدى التلاصق اللانظيرى الى العبور • الا أن ستادلر (١٩٣٦) اقترح أن العبور قد يقع عقب تزاوج من هذا النوع مما يؤدى الى تنظيمات كروموسومية جديدة •

ويبدو أن وقت التلاصق والدرجة التى تتكانف اليها الكروموسومات حين بدء التلاصق يتباينان فى حدود واسعة ومع أن غالبيه المتراوجى الا أن السيتولوجيا يقبلون النظرية بأن التلاصق يبدأ فى الدور التزاوجى الا أن سعيث (١٩٤١ و ١٩٤٢ أ ، ب) قد قدم دليلا على أن العملية قد تبدأ مبكرة وقد يصل هذا التبكير الى الدور النهائى المتأخر للانقسام الميتوزى السابق فاذا كان هذا العرة عامة فان الوقت المتاح للتلاصق يكون أطول مما كان يعتقد سابقا وعلى هذا الوجه نضمن تحقيق التلاصق التام الذى نجده مميزا للخلايا الميوزية (وذلك بالطبع مع استثناء الفروق التركيبية التي تغير العلاقات التزاوجية) و ويعارض وجهة النظر هذه ، الفرض النظرى الذى وضعه دارلنجتون (١٩٤٠ ج) بأن عامل الوقت هو أحد العوامل الرئيسية التى تحكم عملية التلاصق و فهذا العامل ، كما يقرر دارلنجتون ، المرئيسية التى تحكم عملية التلاصق وعن مدى تحديد مواضع الكيازمات ، فيؤدى اختزال مدة التلاصق الى ترك بعض المقاطع الكروموسومية المعينة دون تزاوج . ولايتكون بهذه الاجزاء كيازمات و ولكن حيث أن التزاوج يبدأ بصفة عامة فى المناطق السنتروميرية أو عند نهايات الكروموسوميات ويسير بطريقة المسبك اللاحم السنتروميرية أو عند نهايات الكروموسومات ويسير بطريقة المسبك اللاحم

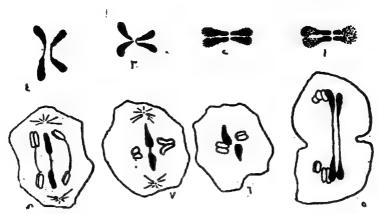
أو المنزلق على مدى ذراعى كل كروموسوم ، فأن الامتداد المنطقى لهسفه النظرية الفرضية يعنى : (١) أن الكروموسومات الطويلة التى توجد مع كروموسومات أقصر منها فى نفس ألنواة تبدى درجة من التلاصق أقل تكاملا من الأخيرة و (٢) أنه فى حالة حدوث تحديد لمواضع الكيازمات ، فأنه لابط وأن يكون فى جوار السنترومير أو الأطراف ، ويتبين من استعراض المراجع أن كلتا الحالتين لم تتحقق ،

ويوجد في حشرات معينة من مجموعة نصفية الجناح والهوموبترا عدة طرز مختلفة لتلاصق الكروموسومات • ففي الريتيدولوميا سنيليس يكون الكروموسومان X و Y اتحادا طرفياً للنهايات اليوكروماتينية في الدور التشتتي عندما تكون الكروموسومات شديدة التكاثف (شكل٧-٧) ، وهذا التلاصق قصير الفترة ولا يشمل حدوث أي عبور لكنه يدل على وجود قوة جاذبية معينة لا تقل في نوعيتها عن التي تعمل في طراز التلاصق الذي تسيع مشاهدته بصفة عامة خلال فترتي الدورين التزاوجي والضام • وقد سبق أن أطلق ويلسون (١٩٢٥) على هذا الطراز من التزاوج الاصطلاح داللمس ثم الانفصال، • وفي اديسا ايروراتا لا يقع هذا الطراز من التزاوج بين الكروموسومين X و Y الا في الانقسام الثاني للخلايا الأمية للاسبرمات (شريدر ١٩٤١) • وتعرض نفس المشرة تلاصقا غير نظيري بين مقاطع متروكروماتينية يستمر الى الدور التشتتي المتأخر • ولكن من المحتمل أن تكون علاقة هذه الظاهرة بعدم نوعية ولزوجة الهتروكروماتين آكثر منعلاقتها بأية خاصية أخرى لقوى التلاصق •

وقد وصف هيوز ـ شريدر (١٩٤٠) طرازا ثالثا من تغيرات السلوك التلاصقى فى اللافيلاتنيكينا ، حيث تكون كروماتيدتا الكروموسوم لله منفصلتين تماما الواحدة منهما عن الأخرى فى الانقسام الأول للعملية الميوزية ، ويعاد تلاصقهما فى الدور البينى وتسلكان كوحدة فى الانقسام الثانى (شكل ٧ ـ ٨) ، وعند فحص الحالات التى وصفناها ، على ضوء ما يعرف بصفة عامة عن التلاصق ، فانها تعتبر طرزا شاذة ، ولكنها قدمت هنا لأن السلوك الذى تعرضه يعتمد دون شك على عمل نوع ما من قوى الجذب ، ولكننا فى الوقت الحاضر مازلنا غير متأكدين من تناظر هذه القوة مع القوة التى تعمل أثناء الدور التزاوجي الهادى ، وبالرغم من أن التلاصق يعتبر من خصائص العملية الميوزية ، فانه يوجد فى طرز أخرى من الحلايا ، فالتزاوج

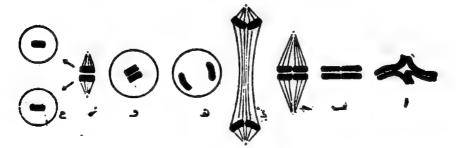






شكل V = V: تزاوج وانفصال كروموسومات الجنس في المشرة نصفية الجناح ديتيدولوميا سينيليس (1) و (7) الدور التشتتي : الكروموسومات تتزاوج طرفيا (اللبس ثم الانفصال) عند النهايات اليوكروماتينية ، بينما لم يتم تماماً بعد التكثف في النهايات الهتروكروماتينية (1) الكروموسوم (1) للي اليساد (1) ((1) الكروموسومات في اتجاء القطب تقودما النهايات الهتروكروماتينية : (1) الكروموسومان (1) الكروموسومان (1) يقتربان أحدما من الآخر لاتمام عملية التوجيه للانقسام الثاني (1) و (2) و (3) و (3) و الكروموسومين (3) و (3) في اتجاء القطب (3) وحظ الآن أن النهايات الهتروكروماتينية من التي تقودهما الى القطبين (3) الاوتوسومات مبيئة بخطوط على حدودها الخارجية (3)

الميتوزى قاعدة فى أنواع الدروسوفلا (متز ١٩١٦) فكشيرا ما نجه الكروموسومات النظيرة يلتف الواحد منها بالآخر وقد تعرض أحياناتشكيلات



شكل ٧ ـ ٨ الطراز الكوكسيدى للانقسام • (أ) و (ب) وحدة تزاوجية ثنائية في الدور التشتتى وتظهر الكروماتيدات منفصلة تماما كل منهما عن الاخرى على الرغم من تزاوج الكروموسومين طرفا لطرف • (ج) الدور الاستوائى الاول ويظهر التوجيه المستقل لكل كروموسوم قبيسل الانفصال الاستواثى • (د) الدور الانفصال الأول • (ه) كروماتيدات منفصلة في الدور البيني (و) تزاوج ثانوى عن طريق التوازى للكروماتيدتين اللتين سبق انفصالهما • (ز) الدورالاستوائى الثانى • (ح) تهاية الانقسام الثانى •

شبيهة بالكيازما (كوبر ١٩٤٩) · وهذا بالطبع يهيى تفسيرا للعبـــور الميتوزى (الجسمى) الذي وجد أنه يحدث في هذا الكائن ·

ويصل التزاوج الميتوزى الى أقصى مداه من التعبير فى العسلاقات التزاوجية الوثيقة التى تعرضها كروموسومات الغدد اللعابية • فيتلاصق كل شريط بالشريط المناظر له • وهذا ما يؤكد الحقيقة بأن التزاوج ليس ظاهرة تحكم تزاوج الكروموسومات الكاملة كوحدات وانها هو عملية تجمع الوحدات المتناظرة معا • ويبدو أن هذه الوحدة لا تزيد فى كروموسومات الغدد اللعابية على شريط واحد • ولا يعرف حجم لوحسدة التراوج فى الكروموسوم الميوزى • وللآن ، ليس لدينا ما يبرر القول عن يقين بأن التزاوج يتم بين الجين والجين النظير • غير أن دراسة الكروموسومات الخليطة لتغيرات تركيبية شاذة قد أكدت أن وحدات التزاوج هى أجزاء من الكروموسومات وليست الكروموسومات الكاملة •

وتشير دقة التزاوج الى وجود قوات للجذب خارقة فى نوعيتها • فباستثناء الترزاوج غير النوعى الخاص بالهتروكروماتين كما فى المجمع الهتروكروماتينى فى المدروسوفلا مثلا , تظهر هنده النوعية بوضوح من التزاوج الميوزى والميتوزى والتلاصق فى كروموسومات الغدد اللعابية ومن السلوك المعروف وباللمس ثم الانفصال، فى كروموسومات معينة فى الحشرات •

وعند بحث أى فرض نظرى يتصل بالأساس الفيزيائي الكيميسائي للتلاصق يجب ألا يغيب عن بالنا أن نذكر بيانات خاصة بمشاهدات معينة يتحتم تفسيرها وقد قدم فابرجي (١٩٤٢) هذه المشاهدات على الوجه التالى : (١) أن النظيرين اللذين قد يكون أحدهما بعيدا عن الآخر في النواة ، ينتهى بهما الأمر الى أن يتلاصقا جنبا الى جنب (أو طرفا الى طرف كمسا في الريتيدولوميا) • (٢) أن هذا التلاقي قد يكون مثنى مثنى كما في حالة كروموسومات الدور الضام أو ثلاث ثلاث كما في خلايا الغدد اللعابية في الدروسوفلا الثلاثية المجموعات • (٣) أنه قد يكون خارقا في نوعيته كما في تزاوج الشريط بالشريط في كروموسومات الفدد اللعابية وكما في تزاوج الكروموميرة بالكروموميرة في الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في الذرة أو الحلايا البيضية الأمية في الضفدعة ، أو غير نوعية كما في الهتروكروماتين في الدروسوفلا أو الكروموسومات غير المتزاوجة في الذرة • (٤) أن التلاصق في الدروسوفلا أو الكروموسومات غير المتزاوجة في الذرة • (٤) أن التلاصق

فى الخلايا الميوزية ، يبدأ فى الدور التزاوجي ويتم فى الدور الضام ويزول فى الدور الانفراجي ولكنه مع ذلك يحدث فى الدور التشتتي أو الدور البيني .

البيني .

والسؤال الآن هل لا يوجد الاميكانزم واحد يمكن أن يفسر كل هذه المقائق المذكورة أعلاه ؟ أى ميكانزم واحد يعمل بأشكال مختلفة تحت الظروف المتباينة ، أو أن هناك عدة ميكانزمات مختلفة • وليس فى الاستطاعة حاليا اعطاء جواب لذلك • ولكن مع هذا قد نتمكن من استخلاص بعض الاستنتاجات المينة فيما يتعلق بالعوامل المتحكمة •

فاذا اعتبرنا الآن أن التزاوج من طراز « اللبس ثم الانفصال » هو طراز من التزاوج خاص فى نفسه ، من حيث آنه يشمل تلاقى كروموسومات مكثفة ، يتضح أن استطالة الكروموسومات مما يساعد العملية ، فنجد أن طولها فى الدور التزاوجي أطول منه فى الدور التمهيدي الميتوزي (مانتون في الاور التاميدي الميتوزي (مانتون في الاستطالة ، غير أن التزاوج فى الخلايا الجسمية للدوسوفلا يوضح في الاستطالة الزائدة لا تهيى النا الحل المطلق ، حيث ان الكروموسومات في هذه الخلايا لايبدو أنها أكثر استطالة عن الكروموسومات الموجودة في الخلايا الجسمية للكائنات الأخرى حيث لا يعرف فيها هذا النوع من التزاوج في الخلايا الجسمية) •

وفيما عدا الاستطالة نجد أن العوامل التي قد يكون لها أدوار حاكمة هي الانفصال المكاني للكروموسومات في البداية والفترة الزمنية للتزاوج وحجم وحدة التزاوج و ومن الصعب تحديد المسافة التي يقطعها كروموسومان نظيران في الخلية الحية حتى يتلاقيا و ونكنها لابد أن تكون في حدود ميكرونات أكثر منها في حدود وحدات دون نطاق المجهر وهذا لا يشكل صحوبات لا يمكن تخطيها ، حيث قد يهيي التلاقي العشوائي للنظيرين نقطة التماس الابتدائية ، ومن ثم يستمر توقيع التلاصق في كلا الاتجاهين بحالة تشبه الطريقة التي يعمل بها المشبك الانزلاقي عكما قد تتهيأ الأسطع الضرورية للتماس الابتدائي بسهولة بسبب التقارب الشديد للسنتروميرات النظيرة نتيجه لتوجيهها في الدور النهائي أو نتقارب الأطراف النهائية بسبب الاستقطاب والاستقطاب والاستقطاب والمنافية الاستقطاب والمنافية الاستقطاب والمنافية الاستقطاب والمنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المنافية المنافية المنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المنافية المنافية المنافية المنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المنافية المنافية المنافية المنافية المنافية الاستقطاب والمنافية المنافية المن

وقد آعتبر دارلنجتون (۱۹٤٠) وفرانكل ودارلنجتون ولاكور (۱۹٤٠) أن طول فترة التزاوج عامل هام في التزاوج ولكن حيث أن استخلاصاتهم مستمدة من توزيع الكيازمات في الدور الاستوائي وليست من تشكيلات التزاوج ، وحيث أنه ، فيما عدا ، الهجن التركيبية نجد أن التزاوج الكامل هو القاعدة فأن أهمية وقت التزاوج كعامل محدد في تقرير درجة التزاوج أمر مشكوك فيه •

ويعرض أمر تقرير حجم وحدة التزاوج صعوبات ،حيثانهذه الوحدة قد تكون الكروموميرة أو الشريط أو الجين • ولكن ، كما آكد فابسرجى ، يجب ادراك أن التزاوج النشيط فى الدور التزاوجى قد تحكمه وحدات أو قوى فى مستوى كمى مختلف عن تلك التي تحكم التزاوج الثابت فى الدور الضام • الا أن دراسات الهجن التركيبية تدل على أن وحدات التسراوج صغيرة ومع ذلك فمن المكن أن تكون آكبر حجما من الجين •

ولقد قدمت عدة فروض نظرية لتفسير التلاصق كظاهرة خلوية • فقد افترض دارلنجتون (١٩٣٧) أن الكروموسومات تكون مزدوجة الخيط في جميع الأوقات فيما عدا الفترة من الدور الانفصالي الى الدور التمهيدي التالى ففي الانقسام الميتوزي يتحقق هذا الشرط بدخول الكروموسومات الدور التمهيدي وهي مزدوجة الحيط فملا ، غير أنه يفترض أن الكروموسومات في الانقسام الميوزي تدخل في الدور التمهيدي وهي فردية الخيط • ونتيجة لذلك فانها تكون في حالة عدم اكتفاء أو عدم تشبع من الوجهة الكهربية الاستاتيكية • ولابد من تزاوجها نظيريا لكي تصبح متشبعة • وفي الدور الضام المتأخر • حين تصبح الكروموسومات مزدوجة الخيط ، يقع تحول في حالة الاكتفاء فبدلا من أن يكون بين الكروموسومين النظيرين يصبح بين الكروماتيدتين الشقيقتين فينفرج كل كروموسوم عن نظيره ويبدأ نثيجة لذلك الدور الانفراجي •

وتكون هذه الفروض الأساس و لنظرية دارلنجتون الخاصة بالتبكير في الانقسام الميوزى ، أي أن الكروموسومات تدخل الدور التمهيدي وهي في حالة مبكرة أي انها لم تكن قد تضاعفت وبالرغم من جمال منطق هذه النظرية في تفسيرها سطحيا المتضمنات الوراثية للانقسام الميوزي ، فانها لا تتفق مع الحقائق السيتولوجية التي تتصل بالتركيب البنائي للكروموسومات اى مع الازدواج الخيطى للكروموسومات فى الدور القلادى قبيل التزاوج • وكما قرر هسكنز (١٩٣٧) ، فانه ليس من الضرورى أن يكون هناك تماثل بين الوحدتين الفسيولوجية والمورفولوجية • وأن أقسام الكروموسوم التى يمكن أن نتصور أنها قد تصل الى مئات الفتيلات ، التى يحوى كل منها جميع الطاقات الوراثية الكامنة للكروموسوم الكامل ، قد لا يكون لها شأن كبير مم أى من التلاصق أو الوقت الذى يتبين فيه ازدواج الحيوط •

وقد بحث ساكس وساكس (١٩٣٥) وبيسلي (١٩٣٨) الانقسام الميوزي والسلوك التلاصقي من وجهة نظر حدوث تثبيط في النشاط الخلوي • وبعبارة أخرى ، أن الانقسام الميوزي عملية بها فسحة من الوقت فيتسم عن الانقسام الميتوزى ، وانه بهذه الطريقة تتاح الفرصة للكروموسومات أن تفقد حلزنتها الأثرية قبل بدئها الحلزنة الميوزية الجديدة • وقد افترض ساكس وساكس وجود تجاذب بين الكروموسومات النظيرة في جميع الأوقات. وهو تجاذب يمنع حالة الحلزنة ، التي توجد بين الكروموسومات النظيرة من باكورة الدور التمهيدي ، ظهوره في الانقسام الميتوزي • كما أن خلو الكروموسومات من الحلزنة تماما في الدور القلادي يهيىء أقصى اتسساع لسطح التزاوج ويجعل التلاصق ممكنا ٠ ولكن الدراسيات الأخسري في الترادسكانتيا والنطاط تدل على أن الحالة المحلزنة للكرومونيمات ليست عائقا للتلاصق • ومع قبول بيسلى لفرض تجاذب الكروموسومات النظيرة في جميع الأوقات فقد تصور أن لكل من ، الزيادة الكبيرة في حجم النويات الميوزية ، والنقص في لزوجة السائل النووى ، والفترة الطويلة نسبيا التي يستغرقها الدور التمهيدي ، دوره في التحكم في عملية التلاصق • وفي كلا الفرضين ، لم تبذل أيه محاولة لتفسير الأساس الفيزيائي لتجاذب الأجزاء النظيرة •

وقد قام فابرجى (١٩٤٢) ببعث موضوع التجاذب التلاصقى من الوجهة النظرية وقد خرج بنفس الاستخلاص الذى وصل اليه قبل ذلك لام (١٩٠٧) على أنه من الممكن تفسيره طبقا للقوانين الفيزيائية المعروفة وقد استبعلت تفسيرات الشحن الكهربية الاستاتيكية على أساس أنه فى ثلاثيات ورباعيات المجموعة يمكن لأى اثنين من الكروموسومات الثلاثة أو الأربعة النظيرة الموجودة التزاوج عن طريق الملاصقة ، وبهذا ينتفى امكان وجود كروموسومات ذات شحنات سالبة وأخرى ذات شحنات موجبة تجنب احداها

الأخرى و كما ذكر سابقا ، يمكن التفرقة بين التلاصق في الدور التزاوجي على أنه في حالة عدم تشبع ، والتلاصق في الدور الضام على أنه في حالة تشبع و وكذا يعتبر فابرجي أنه اذا وجد نظيران أو أكثر فانه من المكن تقاربها جميعا في الدور التزاوجي ، غير أنه في الدور الضام لا يظهر الا تزاوج من طراز مثني مثني حتى ولو كانت الخلية عديدة المجموعات وعلى ذلك يجب أن تكون القوى اللازمة لتجميع الكروموسومات النظيرة في الدور التزاوجي من النوع البعيد المدى التي تعمل على مسافة بضعة ميكرونات في حين لا تعمل القوى اللازمة لاحداث الحالة التشبعية في الدور الضام الا على مسافات صغيرة و وبمجرد حدوث التماس الابتدائي يتم بسهولة انتظام الكروموسومين في عملية التلاصق بفعل انزلاقي و وأيضا حيث أن الاتحاد مثنى مثنى يضغي حالة التشبع فان الاتحاد ثلاث ثلاث أو أعلى من ذلك لايكون ممكنا حتى في الخلايا عديدة المجموعة و

والظاهرة التى افترضها فابرجى ولام لتحقيق التماس الابتدائى هى قاعدة هيدروديناميكية تعرف بتأثير جويو _ بجركنيس ، وهى تشمل قوى بعيدة مدى التأثير وتستند الى الاعتبارات الآتية : أن جميع الانظمة الجزيئية فى حالة حركة ، ولكل نظام منها تردد للذبذبة خاص به ، فاذا كان تردد الذبذبة لنظامين أو أكثر واحدا فى نفس البيئة السائلة ومتوافقة الطور ، فان كلا منها يجذب الآخر ، وتتناسب قوة الجذب المتولدة بين الأنظمة عكسيا مع مربع المسافة بينها ، واذا كانت الذبذبات متباينة الطور فان الأنظمة تتنافر ، أما اذا كانت الأنظمة مختلفة فى تردد الذبذبة فلا يكون الاحدما تأثير على الآخر ، وفى الوقت الذى تستند فيه هذه القواعد النيروديناميكية ، بصغة عامة ، الى قواعد ثابتة فان تطبيقها على وحدات التزاوجية ، مهما التيدوديناميكية ، بصغة عامة ، الى قواعد ثابتة فان تطبيقها على وحدات كانت أبعادها هى ، دون شك ، أنظمة جزيئية ، وبينما تهيىء ترددات الذبذبة وسيلة فرضية لتحقيق التماس الابتدائى _ وصو تماس يمسكن الذبذبة وسيلة فرضية لتحقيق التماس الابتدائى _ وصو تماس يمسكن بسهولة تحقيقه عن طريق المصادفة _ فان السؤال الخاص بكيفيسة توفير كروموسومات الدور الضام لحالة تزاوج متشبعة يبقى دون اجابة ،

وقد قدم فرضان نظريان آخران ، الأول لدلبروك (١٩٤١) الذي اعتبر أنه من المستحيل مادياً أن يكون للقوى البعيدة دخل في التلاصق فأخسذ يبحث عن تفسير له في العمليات الخاصة بتكاثر الكروموسوم • وينص

فرض دلبروك باختصار على « أن التزاوج هـو اتحاد للوحدات التى لها القدرة على التكاثر الذاتى داخل الكروموسوم ، ويربطها الاختزال الكيميائى لكل زوج متزاوج من الروابط الببتيدية بحيث يمكن أن تتكون الرابطـة الترددية بين كل زوج ٠ ، وقد افترضت الرابطة الترددية كخطوة وسطية فى تخليق الروابط الببتيدية الجديدة أثناء تخليق عـديد الببتيدات وتكون القوة الحاصة بالتزاوج نوعية موضعيا وتسمع باتحاد الوحدات فى أزواج ٠ ومع وقوع تغير فى الحالة التأكسدية الاختزالية داخل النواة يقف التزاوج فى نفس الوقت الذى يتم فيه تخليق النظير الجديد (الكروماتيدة) ٠ ويؤدى ذلك الى حدوث تنافر كما تشهد بذلك تشكيلات الدور الانفراجى ٠ ومن الصعب اثبات هذه النظرية كيميائيا حيث انها تتصل بالكروموسومات ، كما أنها لا تتفق ، سيتولوجيا , مع الفكرة بأن الكروموسوم فى الدورالقلادى منقسم فعلا ٠

وعلى أساس تفاعلات الانتيجين مع الأجسام المضادة عن طريق رقائق جزيئية من سمك معروف فقد فرض وجود قوى بعيدة المدى يمكنها العمل في تزاوج الكروموسومات • وقد استخدم هنتون (١٩٤٥) هذه الفكرة في تفسير التزاوج في الخلايا الجسمية في الدروسوفلا ، ولكن قدم كوبر أدلة تضع بيانات هنتون موضع الشك • ويبدو ظاهريا أن تزاوج الكروموسومات يماثل تفاعل الانتيجين مع الجسم المضاد ، غير أننا نعرف من الوجهية الكيميائية ، أن الانتيجين والجسم المضاد الخاص به مختلفان تركيبيا ، في حدود المعروف للآن _ متماثلة التيكيب ومع ذلك فمن المكن أن تكون العلاقة التزاوجية من الطراز « الوجه ثجاه الظهر » •

وواضع بكل جلاء أن موضوع التلاصق لغز لايزال في انتظار الحل المقنع ، وبكل تأكيد أن «القوة الجاذبة» التي تجمع الكروموسومات النظيرة مجرد فرض ولا يمكن حاليا معالجة هذا الموضوع تجريبيا .

الانزلاق الطرفي للكيازمات

الكيازمات ، وهي أول ما ترى في الدور الانفراجي عندما تنفير الجزاء كل كروموسومين نظيرين بعضها عن بعض ، لا تبقي ، مع تقدم الدور

التمهيدى الميوزى ، ثابتة دائما في مكانها • وقد أطلق دارلنجتون اسم • الانزلاق الطرفى ، على هذه الحركة التي تختلف في درجتها في الكائنات المختلفة •



شكل ٧ - ٩ : خلايا أمية للأبواغ الصغيرة في ترادسكانتيا كاناليكيولاتا تبين درجات مختلفة من الحلزنة والانزلاق الطرفى للكيازمات ٠ (١) من نبات مزروع بالحقل ٠ (٢) في درجة حرارة ٣٧٠ مثوية • نظام حرارة ٣٧٠ مثوية • نظام الحلزنة في درجة حرارة ٠٤٠ مثوية يتباين الى درجة كبيرة ، فاما أن توجد كروموسومات قصيرة جدا أو طويلة جدا (أنظر جدول ٧ - ٣) ، ولكن على وجه عام كلما زاد عدد حلقات الحلزنة قلت درجة تهام الانزلاق الطرفى •

وتبعا لدرجة الانزلاق الذي يحدث بين الدورين الانفراجي والاستواثي

قد يكون التغير في موضع الكيازمات مصحوبا أو غير مصحوب بتغير في معدل الكيازمات للخلية الواحدة أو الوحدة الثنائية الواحدة (شكل ٧ – ٩) • ففي الكامبانيولا برسيسيفوليا ، يتحقق الانزلاق الطرفي التام مع حلول الدور الاستوائي (شكل ٣ – ١٦) ، حيث أن جميع الكيازمات التي تكونت أولا في مواضع وسطية تنتهي بأن تقع عند الأطراف النهائية للكروموسومات (جيردنر ودارلنجتون ١٩٣١) ، ويحدث أيضا نقص في عدد الكيازمات • وكذلك في الانيمون لا يقتصر الانزلاق الفائق الى الأطراف على تحريك جميع الكيازمات الى مواضع طرفية بل يخفض عددها أيضا (موفيت ١٩٣٢) • والكيازمات ذات الكروموسومات الكبيرة مثل الفريتيلاريا امبرياليس (ليلي) أو الاستينوبوثراس باراليلاس (النطاط) لا تتحرك الكيازمات الا قليلا أو

وباجراء تحليل للعملية ، تبين أن الانزلاق يسير الى الناحية القصوى أى الى نهايات الأذرع الكروموسومية بعيدا عن السنترومير وهو أيضا بالنسبة للوحدة الطولية من الكروموسوم أكبر فى الوحدات الثنائية الصغيرة منه فى الوحدات الكبيرة وقد يكون هناك حركة مبدئية الى ناحيسة السنترومير ، وهى حركة لا يصعب اكتشافها فقط بل ، غالبا ، سرعان ما تقف قبل أن تتمكن الكيازمات من التراكم فى منطقة السنترومير ، ويمكن بكل سهولة حساب مقدار الحركة عن طريق تعيين معامل الانزلاق ، الذى يعرف على أنه نسبة الكيازمات التى تم انزلاقها الى الطرف فى أى وقت من الأدوار ،

وعند بحث أشكال الوحدات الثنائية نجد أننا في حاجة الى تفسير لميكانيكيات العملية من حيث القوى التى تؤثر على الكروموسومات النظيرة والمنبعثة من داخلها والواقع أن الأقواس المتجاورة التى تكونها الكيازمات المتتابعة تكون متعامدة الواحدة منها على الأخرى ، الى جانب أن حدوث شد أو استطالة للكروموسومات عند منطقة السنترومير دليل على وجود قدوى توترية تعبل أثناء الانزلاق وقد قدمت ثلاث ميكانزمات لتفسير عملية الانزلاق الطرفى على أساس (١) قوى كهربية استاتيكية (دارلنجتون ودارك ١٩٣٢) ، (٢) توتر ناشىء من حلزنة الكروموسومات (سوانسون المودر به ١٩٤٣) ، (٣) تنافر كروموسومى رجوعى (استرجرن ١٩٤٣)) ،

وطبقا لنظرية دارلنجتون الفرضية (الكهربية الاستاتيكية) تحكم

حركة انزلاق الكيازمات الى الاطراف قوتان ، الأولى منهما وهي أشدهما فاعلية تنافر موضعه محدد في السنترومير وثانيتهما تنافر عام يتوزع بالتساوى على سطح الكروموسوم ، ويكون اتجاه محصلة حركة الكيازمات نحو الاطراف بسبب التنافر الأكبر الموجود بين كل سنتروميرين مما يسمح لكل من الكيازمات المتجاورة أن تتسع وتكسب على حساب جارتها المستطرفة الى أن تتحقق حالة توازن بين الأقواس المتتابعة أو الى أن تنزلق جميع الكيازمات تماما الى الأطراف ، وهكذا نرى أن درجة الانزلاق هي تعبير مرئى لفاعلية هسذه القوى التي تؤثر في الكروموسومات طوال المدة من الدور التميهيدى التي تلى تكوين الكيازمات ، بالاضافة الى عدد الكيازمات ودرجة تقلص الكروموسومات تعيين هاتان القوتان أيضنا أشكال الوحدات التزاوجية الثنائية أثناء الدورين التميهيدى والاستوائى ،

ويستند الفرض بوجود هاتين القوتين الى عدد من المساهدات والاعتبارات, فالاستطاله التى يعرضها الجزء من الوحدة الثنائية المحصور بين السنترومير وأقرب كيازمتين له فى الدور الاستوائى يدل على وجود قوة تنافرية تدفع السنتروميرين بعضهما عن بعض • وتبعا لرأى دارلنجتون فان هذه القوة نتيجة الشحنة الكهربية المتمسائلة التى تحملها كل من السنتروميرين وحيث أن الشحنات المتماثلة العلامة تتنافر فان السنتروميرات تتبع نفس السلوك •

ولا يخلو من الزلل مثل هذا التعليل المأخوذ بطريق التناظر ومنالمكن للبداء بعض النقد ، فبالرغم من أن الانزلاق الطرفى يجرى فيما بين الدورين الانفراجى والاستوائى فان استطالة المنساطق السنتروميرية لا تحدث فى معظم الكائنات الا أثناء الدورين الاستوائى والانفصالى المبكر وفقط عندما تتصل الوحدات الثنائية بالمغزل ، وهذا مما يشكك فى وجود قوى فى السنترومير ، وربما لا يعدو أن تكون الاستطالة مجرد انعكاس لوجود اتصال بين السنتروميرات والمناطق القطبية يعتمد على عنصر مغزلى يعمل كوسيط للحركة ، ومن ناحية أخرى يظهر أنه يوجد فى ذكور بعض المانتيدات (هوايت المخاحين (كوبر ١٩٤١) ، نوع من التحكم الذاتى للتنافر السنتروميرى ، الجناحين (كوبر كابر ١٩٤١) ، نوع من التحكم الذاتى للتنافر السنتروميرى ، ولكن لا تتكون كيازمات فى هاتين الحالتين ، وهكذا يبقى موضوع تأثير التنافر المحدد الموضع على عملية الانزلاق الطرفى أمرا مفتوحا للنقاش ،

ومن الأمور التى تذكر كأدلة تؤيد وجود تنافر عام موزع على جسم الكروموسوم ، الشكل الحلقى الذى تتخذه الأقواس بين الكيازمات المتجاورة ، والحقيقة أن الانزلاق الطرفى أشد فاعلية فى الوحدات الثنائية المقفلة الأقواس منه فى الوحدات التى تحوى كيازما واحدة فى احدى الذراعين فقط ، وافتراض وجود شحنة سطحية على الكروموسومات ، مما يشبه الشحنة التى تتميز بها المتحللات الكهربية الحمقلية (الحمضية القلوية) (والذى يعتبر البروتين النووى مثلا لها) ، وهناك دليل يشكك جديا فى وجودمثل هذه القوة التنافرية مستمد من دراسة الانقسام الميوزى فى ذكور المانتيدات ، فقد بين هيوز سمريدر (١٩٤٣ أ) أنه بالرغم من عدم تكوين كيازمات بين الكروموسومات النظيرة فانها تبقى فى حالة تواز مما لا يشابه بأى حال حالة وجود تنافس بين أذرع الكروموسومات ،

وعلى الرغم من هذه الاعتسراضات على النظرية الفسرضية الكهربيسة الاستاتيكية فقد عم استعمال باحثى السيتولوجيا لها فى تفسير كثير من الظواهر الميوزية حيث انه يمكن بسهولة زيادة أو اقلال الشحنات المفترض وجودها طبقا لما تتطلبه الحالة موضع البحث وقد أصبح من الواضسم مع ازدياد تجمع المعلومات السيتولوجية ، أنه لا يمكن تطبيق أية نظرية عامة للقوى الكهربية الاستاتيكية كقوى تحكم السلوك الميوزى على النحو الذي كان مفهوما في بادىء الأمر •

والنظرية الفرضية الحاصة « بالحلزنة » هى محاولة لربط الانزلاق الطرفى بالتوتر الميكانيكى الذى يتولد داخل الكروموسومات ، دون ضرورة اسناد قوى فرضية الى الكروموسومات أو أجزاء الكروموسومات وكما أشرنا سابقا ، فان دورة الحلزنة الميوزية ظاهرة متدرجة ومستمرة ، فحلقات الحلزنة الأولية تكون ضئيلة وعديدة ، ومع تقدم الدور التمهيدى يكون النقص فى عدد الحلقات مصحوبا بزيادة فى قطر الحلقات الفردية ، ولذلك فان التدرج يكون من خيط طويل مسدل الحلزنة ليصبح أقصر نسبيا وأشد تصلبا فرضا ، ويتسبب تكوين الحلزنة الصغرى والحلزنة الكبرى كذلك فى زيادة قصر وتصلب الكروموسومات ، وتحت مثل هذه الظروف التى يزداد فيها التوتر ، فان الكروموسومين النظيرين والمرتبط كل منهما بالآخر ، عن طريق الكيازمات ، يميلان الى البحث عن وضع مكانى يسمح بأحسن توزيع فعلى الكيازمات ، يميلان الى البحث عن وضع مكانى يسمح بأحسن توزيع فعلى

للقوة الناشئة عن التوتر على آكبر مساحة ممكنة · وتتحدب للخارج الأجزاء المحصورة بين الكيازمات المتجاورة في أقواس لتصبح كل منها متعامدة مع جارتها · ومع تقدم العملية يصبح التوتر الناشيء من تكوين الحلزنة أكبر من القوة التي تربط الكروموسومات النظيرة عند مواضع تبادل الكروماتيدات ، فتنزلق الكيازما على مدى الكروموسوم نحو الطرف · ومع أن تصلب النظام الملسزوني يجب أن يقل مع تزايد قطر الأقواس المتقابلة بين الكيازمات المتجاورة الا أن الانزلاق يستمر بمجرد بدئه حيث ان الحلزنة عملية متزايدة ومستمرة · وتسير الحركة نحو الأطراف حيث ان اتجامها الى الداخل يزيد التوتر بدلا من تخفيفه ·

وخلافا للنظرية الفرضية المبنية على الكهربة الاستاتيكية فانه يمكن وضع النظرية الفرضية المبنية على الحلزنة موضع الاختبار عن طريق تغيير درجة الحلزنة ويمكن ذلك عن طريق الحرارة • فعند تعريض ازهارات نبات الترادسكانتيا بالودوزا لدرجة حرارة •٤٠ مثوية لمدة ٢٤ ساعة فان درجة الحلزنة كانت متغيرة (شكل ٧ – ٢) (جدول ٧ – ٣) وقد تكسون الكروموسومات التى فى الدور الاستوائى فى الخلايا المختلفة من البسرعم الواحد طويلة مسدلة ذات حلقات عديدة للحلزنة (كروموسومات طويلة الواحد طويلة (كروموسومات طويلة قصيرة متصلبة (مشدودة) ذات حلقات قليلة (كروموسومات قصيرة – ق) • ومع استمرار زيادة الكروموسومات فى القصر يزداد عدد الكيازمات الوسطية التى يتم انزلاقها للأطراف مع احتمال فقد بعضها •

وقد أمكن الحصول على تدعيم اضافى لهذه النظرية الفرضية منطرازين طفريين للكروموسومات • فقد وصف لزلى وفروست (١٩٣٧) طافرا ذا كروموسومات طويلة في نبات الماتيولا انكانا تفسل فيه الكروموسيومات الميوزية في الوصول الى الدرجة المعتادة من التقلص وتبقى الكيازمات في مواضع وسطية وذلك بمقارنتها مع الطراز العادى حيث تكون الكروموسومات قصيرة والكيازمات طرفية • غير أن وصف آبكوت (١٩٣٧) لنبات بسلة الزهور ذات العقم السدائى كشف طرازا طافرا من النوع المضاد تماما (شكل الرحور ذات العقم السدائى كشف طرازا طافرا من النوع المضاد تماما (شكل

		جبول ۷ ـ ۳											
•	•	•	1927	سوائسون	,	مئوية	٠٤٠	حرارة	' درجة	فی	الكيازما	حدوث	معدلات

	كيازمات طرفية للخلية الوحدة		الماملة
۱۱۰۲۱	۷۳۷	٤١٤٤	المقارنة (۲۲° مثوية) ٤٠° مئوية (۲۶ ساعة)
77c?1 AAcP	17c7 7PcV	03cA 7Pc1	روم المتویة (۱۶ شاعه) برعم الم کروموسوم ـ ق برعم ۱
۲۰۲۰ ۲۰ ۰ ۰	۰۹ر۲ ۷۲ر۸	۰۷ز ۹ ۱٫۳۵	برعم ۲ کروموسوم ـ ط کروموسوم ـ ق



شكل ۷ ـ ۱۰ : درجة تمام الانزلاق الطرقى فى نباتات لائايرس أودوراتوس ٠ (أ) فى نبات عادى ٠ (ب) فى نبات عقيم اللقاح تمثل الأرقام تحت كل وحدة ثنائية العدد الكلى للكيازمات فيها ثم عدد الكيازمات

الكروموسومات طويساة والكيازمات وسطيه و أما في النبات الطافر فالكروموسومات قصيية والكيازمات طرفية وتؤشر الطفرتان في كل من الحالتين ، وهما متنحيتا الطبيعة في عملية الحلزنة والتي بدورها تعين درجة الانزلاق الطرفي و

ففى النبات العادى نجد

غير أنه توجه كاثنات كثيرة التي تم انزلاتها الى الطرف •

تعرض تقلصاً شديدا للكروموسومات مع قليل من الانزلاق أو عدم حدوث شيء منه للكيازمات ويلزم فرض أن الانزلاق لا يبدأ الا بعد توافر درجة معينة من التصلب والتوتر في الكروموسومات المتزاوجة ولذلك فان مدخلا معينا من القوة يتحتم توافره قبل أن تبدأ الكيازما في التحرك ومن المهم أن نشير الى أنه في الكائنات ذات الكروموسومات الكبيرة والتي لا يصسل تقلص الكروموسومات فيها الى درجة كبيرة كمسا هي الحال في الليليوم والتوليب والفريتيلاريا لا يحدث انزلاق في حين نجد الكروموسومات في

النباتات مثل الكامبانيولا والبرميولا سيننسز والماتيولا انكانا العادية قصيرة ومندمجة ونجد الانزلاق فيها تاما •

وقد تناول استرجرن (۱۹۶۳) تفسير موضوع انزلاق الكيازما على الساس وجهة النظر المبنية على التنافر الرجوعى للكروموسومات و يعنى بهذا أن جميع الأجسام التى لها شكل محدود (كالنظيرين المتزاوجين المرتبطين بالكيازمات) تقاوم أى تغير يميل الى تعديل أشكالها وعلى ذلك فان الكيازما ، عن طريق قوتها الرابطة ترغم الكروموسومات على تغيير شكلها وبذلك تنشأ مقاومة أو تنافر عند نقط التبادل واذا بلغ هذا التنافر درجة كافية من القوة ، فانه يميل الى طرد الكيازمات للاطراف حيث ان تخفيف التوتر لا يتأتى الا عن طريق هذا الاتجاه ويقترح استرجرن ، دون أن يذكر صراحة ، أن حلزنة الكروموسومات عامل في تعيين درجة المقاومة عند نقط تكوين الكيازمات .

التعركات الأخرى السابقة للدور الانفصالي

بالاضافة الى التحركات الكروموسومية التى وصفناها توجد حركات أخرى متنوعة تحدث داخل الخلية تسهم فى تكوين منظم للصفيحة الاستوائية، والصفيحة الاستوائية من المستلزمات الضرورية لتحقيق عرض الدورالانفصالى الذى لا يقل نظاما •

وقد ذكر شريدر (١٩٤٧ ، ١٩٥٣) عند تلخيصه وتجميعه للبيانات المتصلة بهذا الموضوع أنه يجب عند اجراء تحليل لميكانيكيات المورالاستوالي أن ندخل في الاعتبار وجود مركزين عاملين للقوة والهما يتركز عند القطبين أو المركزين ويتزايد تأثيره باستمرار من الدور البيني الى الدور الاستوائي مع تقدم الانقسام الحلوى والآخر يقبع في الكروموسومات ويتزايد تجاوبه مع التأثيرات الصادرة من القطبين خلال نفس الفترة من الدور التمهيدي و وتحت ظروف معينة وقد تتركز القوة الكروموسومية بشدة في السنتروميرات وتحت ظروف أخرى قد تشمل بكل وضوح أطراف الكروموسومات فقط أو الكروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسومات فقط أو الكروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسومات فقط أو الكروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسومات فقط أو الكروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسوم أو الكروموسامات بأكملها والمروموسوم أو الكروموسامات والمروموسوم أو الكروموسامات والمروموسوم أو الكروموسوم أ

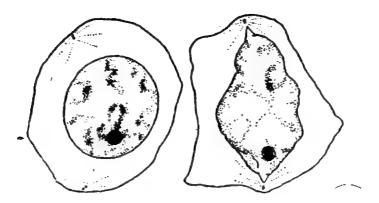
ومن الواضع أنه يمكن القيام بتحليل من هذا النوع فقط في الكائنات التى تتمتع خلاياها بمغزل ومركزين قطبيين محدودين وأن عدم وجود قطب مرثى محدد مورفولوجيا في النباتات الراقية يعوق اجراء دراسة دقيقة كالتي يمكن القيام بها في كثير من الأنواع الحيوانية ولكن حيث أن الخصائص الأساسية للانقسامين الميتوزي والميوزي متماثلة في المملكتين النباتية والحيوانية فليس من غير المعقول أن نفترض أن الميكانزمات الأساسية تتماثل على نفس النحو وذلك على الرغم من احتمال عدم التمكن من ادراك بعض المكونات المعينة مجهريا أو غيابها تماما من الخلايا و

وتكشف القوى القطبية والكروموسومية عن نفسها عن طريق التجاوب الذى تعرضه ثلاثة مكونات: النواة والكروموسومات والمغزل ويبلغ انتظام وترتيب الانقسام الخلوى في معظم الكائنات درجة من الدقة تجعل من العسير اكتشاف العوامل التي تحكم التحركات داخل الخلية ولذلك سنوجه الاهتمام الى الصور التي تبدو غير عادية حيث تسمح المغالاة في أحد مكونات الانقسام الخلوى بحث دوره في التحركات في الخلية العادية و

وأول ما يتبين تجاوب النواة مع القوى القطبية وذلك فى الدورالتشتتى عندما تصل الكروموسومات الى أقصى درجات تقلصها • ففى البراكيستتيس وهى حشرة بنتاتوميدية ، تنتقل النواة فى البداية من مكان مركزى فى الخلية الى نقطة قريبة من أحد السنتريولين الذى يكون موضعه أقرب الى حافة الخلية منه الى الغشاء النووى ، وتحدث معاشرة استطالة ظاهرة للنواة • وعندما يتم استقطاب النواة ، ويتلامس طرفا النواة ، اللذان اصبحا مدببين ، مع مركزى القطبين فان الغشاء النووى يتفكك ويبدأ تكوين المفرل • وقد تكون الخلية فى هذا الوقت مفلطحة بوضوح عند منطقتى القطبين مما يدل على أن المركزين القطبين قد ثبتا تماما الى الغشاء الحلوى بمجرد وصولهما الى موضعيهما النهائين •

ويستدل على أن التجاوب مع القوى القطبية يشمل الغشاء النووى فقط من الحقيقة بأن الكروموسومات لا تعرض أى تغير خاص فى مواضعها خلال هذا الوقت وفى لوكسا بكتيكورنيس, وهى حشرة قريبة للسابقة, يكون التجاذب بدرجة كافية لشد الغشاء النووى حيث يستدق الى نقطتين حادتين (شكل ٧ ـ ١١) ولكن التلامس بين النواة والسنتريولين ينتهى

بعد ذلك وتستدير النواة , ويترك السنتريولان في النهايه موضعيهما عند الحافة ويستعيدان ثانية اتصالاتهما النووية قبيل تكوين المغزل •



شكل ٧ ـ ١١ : خليتان أميتان في الخشرة نصفية الجناح لوكسا بكتيكورنيس تبين الدور التمهيدي قبل وبعد انجذاب الغشاء النووي الى السنتروسومين •

وهناك علاقة مباشرة بين حجم النواةوحجم المغزل ويمكن القول بصفة عامة بأن حجم النواة دالة لعدد الكروموسومات الموجودة بها ، مع تغير مقدار المواد اللاكروموسومية بنفس النسبة و أي يكون حجم النواة الرباعيسة المجموعة ضعف حجم النواة الثنائية وغير أن هذا تعميم مشكوك فيه حيث قد بين شريدر في الحشرة أرفيليوس أن الخلايا الموجودة في الفصسوس المختلفة للخصية متساوية في الحجم وعدد الكروموسومات وتنتج اسبرمات من نفس الحجم ولكنها قد تعرض مدى واسعا من التباين في حجم النواة والمغزل وتشاهد فروق الحجم هذه أثناء الدور التشتتي وتعزى الى عوامل لم تحدد بعد و

وعلى الرغم من أن الغشاء النووى يبدو من الوجهة التركيبيه أكثر من مجرد غلاف يفصل السيتوبلازم عن العصير النووى فأن تأثيراته على الكروموسومات أو علاقته بالمراكز القطبية ليست سلبية على أية حال ، فكثيرمن الأنواع تعرض نوعا معينا للوحدات الثنائية في الدور التشتتي حيث تنتشر في أبعاد متساوية على الغشاء النووى ، وبصفة عامة يقدم دائما الاقتراح بأن التنافر المتبادل بين الكروموسومات هو السبب في هذا التوزيع المشاهد غير أنه في الحشرة الأدمية الجناح (درموبترا) أنيسولابيس يتسسبب في

انحلال الغشاء النووى فى التجمع الفجائى للكروموسومات فى وسط الخلية و تبدأ من هذا المكان اتخاذ وضعها التوجيهى فى الدور الاستوائى و فلو أن هناك تنافرا متبادلا بين الكروموسومات لكان حدوث مثل هذا الضرب من التحركات أبعدها احتمالا وقد اقترح شريدر أن قوى التوتر السلطحى يمكنها أن تعمل على احداث التوزيع فى الدور التشتتى والتجمع قبيل الدور الاستوائى و غير أنه من الصعب تجريبيا اكتشاف مثل هذه القوى ولربما يثبت فى يوم ما أنها القوى المحددة لكثير من الظواهر الخلوية التى لم تخضع الى الآن للتحليل و مثل ظاهرة « الارتكام و حيث تتجمع كروموسومات الدور الانفراجى) التمهيدى مكونة عقدة كثيفة ومثل « مرحلة الغموض » (فى الدور الانفراجى) فى كثير من الحشرات عندما تكون الكروموسومات فى حالةانتشار ويستحيل تعطياها تفصيليا و تعصيليا و تعصيليا و تعصيليا و المحدد الكروموسومات فى حالةانتشار ويستحيل تعلياها تفصيليا

وهناك خاصية تتميز بها الخلايا الأمية للاسبرمات في كثير من الأنواع الحيوانية ، كما تتميز بها ، بدرجة أقل ، الأنواع النباتية ، حكما من التقارير المنشورة ، وهذه الخاصية هي التوجيه البين للكروموسومات قبيل التلاصق (التزاوج) ، ففي أبكر مراحل الدور التمهيدي أكثر ما نصادف توجيه «رابل» أي وجود تقارب شديد بين السنتروميرات والسنتريولين ، والحقيقة أن هذا التوجيه الذي يستتب في الدورين الانفصالي والنهائي السابقين عندما تتحرك وتتجمع الكروموسومات عند القطبين ، يبقى محتفظا به حتى الدور التمهيدي، لهو دليل على عدم وجود نشاط خلوى أو كروموسومي جديد يخل بترتيبها خلال الدور البيني السابق للانقسام الميوزي ،

ويظهر بمجرد بدء الدور القلادى توجيه جديد (شكل ٧ – ١٢) يشمل تحرك الكروموسومات بحيث تنجذب اطرافها بدلا من سنتروميراتها الى المراكز القطبية مع بروز الباقى من الكروموسومات داخل السائل النووى ويكون هذا الاستقطاب ما يعرف بمرحلة « الباقة » والتى قد تستمر بعض الوقت ولكن نادرا ما تمتد الى ما بعد الدور الضام • وفى مانتيدات معينة يتبع الاستقطاب الأول با خر ينتج عنه اعادة ترتيب الكروموسومات بشكل مشابه فى منتصف الدور الضام (هيوز _ شريدر ١٩٤٣) • وواضح أن اعادة ترتيب الكروموسومات كما هى الحال فى مرحلة الباقة الأولى هسو نتيجة تفاعل بين أطراف الكروموسومات والمراكز القطبية •



شكل ٧ - ١٢: خلايا أمية في المانيد ، ستاجمومانتيس كارولينا ، تبين استقطاب الرحدات الثنائية عند المراكز النشيطة • (١) الكروموسومات في الدور الضام دون استقطاب (٢) بدء الاستقطاب في الدور الضام وتظهر اطراف الكروموسومات وحمى تسبير على الغشاء النوري متجهة الى المركزين • (٣) مرحلة متأخرة نوعا ما في الدور الضام (٤) الاستقطاب الكامل وتظهر بعضى الوحدات الثنائية مبتدة من أحد القطبين الى الآخر ، بينما في البعض الآخر ينجنب المركز • (٥) تفاصيل السابق •

غير أن الاستقطاب ليس مقصورا على الكروموسومات وهى رفيعة فى الدور القلادى والدور الضام فقد يحدث والكروموسومات قد قاربت حالة التكانف الكاملة • ففى انيسولابيس تتجمع الكروموسومات فى الدور التشتتى على الغشاء النووى بالقرب من السنتريول المنقسم والذى لم يفترق

شطراه • وعند رحيل كل سنتريول الى قطبه يتبع كل منهما مجموعة من الكروموسومات مما يهيى مشاهدة عملية رائعة تمثل التجاذب القسوى بين الكروموسومات والمراكز القطبية (شريدر ١٩٤١ ب) ولم يكن من الميسور في هذه الحالة تقرير ما اذا كان التجاذب بين السنتروميرات أو الأطسراف أو الكروموسومات بكليتها • وهناك احتمال آخر هو أن يكون للأمر علاقة بالهتروبكنوزية (فاندرلين ١٩٤٩) حيث نجد دائماً ، في كثير من الحشرات المستقيمة الأجنحة ، الكروموسوم X مستندا الى الغشاء النووى اذا كان موجودا •

وكانت مشاهدات مارنجو (1989) الخاصة بالاستقطاب ذات أهمية من ناحية تفهم الميكانيكيات التى تشملها • فغى النبات السرخسى أونوكليا سنسيبيلياس لم تكن أطراف الكروموسومات فقط هى المستقطبة داخسل الغشاء النووى وبالقرب من السنتريولات ، بل كانت الميتوكوندرات أيضا من خارج الغشاء (انظر أيضا ويلسون ١٩٢٥) • وبعد ذلك تترتب على هيئة حلقة حول الصفيحة الاستوائية (تترتب كروموسومات كثير من الأنواع بطريقة مشابهة لتكون مغزلا أجوف) • وبسبب افتقار الميتوكوندرات للسنتروميرات فانها لا تتحرك عادة أثناء الدور الانفصالي ولكن حركتهاتكون شاهدا واضحا على توجيه مؤكد لها ناتج من القوة القابعة في المراكز القطبية. وحيث أن الميتوكوندرات هي المراكز الإيضية للخلية ، فانه من المكن أيضا أن يكون هذا التجمع مرتبطا بضرب من انتقال الطاقة اللازمة لتكوين المغزل وحركة الكروموسومات • ولكن هذا مازال مفتقرا الى اثبات •

وهناك تفاعل اضافى بين المراكز القطبية والسنتروميرات يشاهد فى دور قبيل الاستوائى ويعرف بمرحلة (التمعلى) للانقسام الميوزى والتى وصفها هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ ب ، ١٩٤٧ أ) فى المنتيدات والفاسميدات ففى الوقت الذى ينحل فيه الغشاء النووى ، ولكن قبيل التكوين الواضح للمغزل أو الصفيحة الاستوائية ، توجه أزواج السنتروميرات فى الوحدات الثنائية نفسها فجأة وبقوة فى اتجاه القطبين المتقابلين بحيث ترى أذرع الكروموسومات مشدودة (شكل ٧ - ١٣) ، وتظهر الياف ضئيلة تصل المراكز القطبية بالسنتروميرات وتساعد استطالة المغزل المتكون فى تعزيز طاهرة الامتطاط ، وبالرغم من أن معنى هذه الظاهرة غامض الا أنها الساسيا تعبير للتنافر بين السنتروميرات مستقل عن التفاعل بين المراكز القطبية تعبير للتنافر بين السنتروميرات مستقل عن التفاعل بين المراكز القطبية تعبير للتنافر بين السنتروميرات مستقل عن التفاعل بين المراكز القطبية



شكل ٧ ـ ١٣ : ظاهرة الامتطاط السابق للدور الاستوائى فى أحدالمانتيدات استاجمومانتيس كارولينا • (أ) مرحلة مبكرة وقد بدأ بعض الوحدات الثنائية فى التجاوب للظاهرة بينما الباقى مازال غير موجه • (ب) منتصف فترة الامتطاط • (ج) وقد تم جزئيا التوجيه فى الدور الاستوائى ولكن مازالت الوحدة الثلاثية لكروموسومات الجنس (فى القمة) دون توجيه •

والسنتروميرات • وحيث انها تحدث حتى ولو كانت الوحدات الثنائية لاتزال متناثرة دون نظام في الخلية • ولا تستمر حالة التمطى طويلا فسرعان ما تتقارب السنتروميرات ثانية بعضها من بعض وتعود الكروموسومات الى استئناف انكماشها حتى يتم اكتمال الدور الاستوائى •

ويتم تكوين الصفيحة الاستوائية عندما تأخذ الكروموسومات مواقعها ويتم توجيهها داخل الغزل أو عليه ، وعلى بعدين متساويين من القطبين • أى يجب أن تتحرك الكروموسومات من مواضعها داخل النواة لكى توجه نفسها على المغزل • وقد أشار دارلنجتون الى هذه التحركات ووصفها بأنها «تجمهر» و «توجيه» وعزا التحركات الى التنافر بين السنتروميرات والسنتريولات •



شكل ٧ _ ١٤ : خلايا أمية للاسبرمات في اللوبستر ، هوماروس أمريكانوس ، تبين دور قبيل الاستوائي (اليسار والوسط) ولاتزال الكروموسومات مبعثرة تماما ومتصلة بليقة مغزلية بواحد فقط من القطبين ٠ والى اليمين الدور الاستوائي وتظهر به الكروموسومات موجهة ومتصلة بكلا القطبين ٠

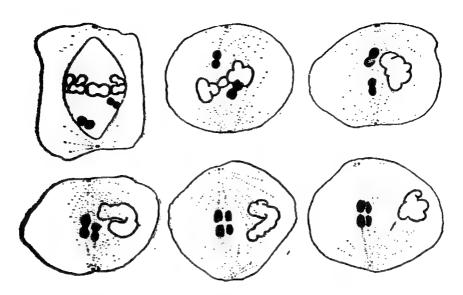
وتلقى البيانات المستمدة من دراسة الخلايا الاسبرمية الأمية في خصية اللوبستر هوماروس، بصغة خاصة، أضواء على هذا الموضوع (شكل ٧ ــ ١٤) • فقد بينت هذه الدراسة أنه بمجرد تفكك الغشاء النووى تتكون في الحال تقريبا ألياف من المراكز القطبية الى سنتروميرات الكروموسومات • وتتكون هذه الألياف أولا من أقرب المركزين الى السنتروميرات، ولكن سرعان ماتنشأ ألياف من المركز الآخر تصلها بالكروموسومات وتجذب الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية بوساطة نصفى كل من هذه الألياف (شريدر ١٩٤٧) • الصفيحة الاستوائية بوساطة نصفى كل من هذه الألياف (شريدر ١٩٤٧) • وهذا يعنى ، بالنسبة للكروموسومات التي لا يكون موقعها وسطا ، أنه يجب أن تنقبض بعض الألياف في الوقت الذي ينبسط فيه البعض الآخر ويستطيل دون حدوث تلف لبنائها • وتحليل ظاهرة التمطى يدعم هسذه ولنظرية الفرضية التي لها شأن هام في تفهم التحركات الكروموسومية ، حيث تشير نظرية التمطى إلى أن قوتي السحب تكونان في حالة توازنعنهما حيث تشير نظرية التمطى الى أن قوتي السحب تكونان في حالة توازنعنهما

تكون الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية وذلك لأن نصفى الليفسة المغزلية اللذين يصلان الكروموسوم أو الوحدة الثنائية بالقطبين متماثلان وحيث ان أبسط تفسير لبناء الألياف هو أنها تتكون من سلاسل من البروتين لها القدرة عن طريق الطى ، على الانقباض والانبساط ، ولا يبدو أن لقوى التنافر أى دور هنا ،

ويتوقف ترتيب الكروموسومات على المغزل على الكروموسومات نفسها، فقد تأخذ أماكنها في ترتيب معين أو بطريقة عشوائية كما أنها قد تتباين في الفرد الواحد • وهكذا في حشرة جيلاستوكوريس النصفية الجناح لا يظهر بالذكر أي ترتيب منتظم للكروموسومات في الانقسام الأول للعملية الميوزية ولكن تكون الاوتوسومات في الانقسام الثاني بانتظام حلقة حول كروموسومات الجنس التي تأخذ مكانها في المركز • ولا يظهر بالاناث أي ضرب من انتظام الترتيب • وقد أشير الى أن الهتروبكنوزية ، واختسلاف ضرب من انتظام الترتيب • وقد أشير الى أن الهتروبكنوزية ، واختسلاف الجاميطات ، لها شأن في الموضوع (ثرويدسون ١٩٤٤ ، شريدر ١٩٤٧ أ) • وعندما تشمل الخلية الواحدة كروموسومات كبيرة وأخرى صغيرة ، فأن الصغيرة تأخذ مكانها في وسط المغزل بينما تشمل الكبرى محيطه ، كما في نبات اليوكا (اومارا ١٩٣٢) وفي الحيوان الزاحف توبينامبس (ماتساي

وقد قلم استرجرن (١٩٤٥) الفرض بأن التركيب البنائي للمغنزل هو بحيث يحقق و توازنا عرضيا » داخله • فاذا اعتبرنا أن المغزل يتكون من جزيئات طويلة أو ميسلات ذات ترتيب موضعي معين يسمح بتوفير التوازن ، فان ادخال أجسام بين الياف المغزل يخل بالتوازن ويزيد الطاقة الكامنة للنظام فيميل الى طرد الأجسام الغريبة • وقعد أمكن في حشرتي براكيستيتس ومسيسورهينوس (شكل ٧ - ١٥) بيان أن يمكن دفع الكروموسومات الى جانب المغزل بالرغم من قوة الألياف التي تميل الى ابقائها على الصفيحة الاستوائية • وعلى ذلك فانه ما دامت الكروموسومات تحتفظ بتوجيهها الطبيعي في الدور الاستوائي فان التوازن العرضي يكون موجودا •

ومن المكن ادراك فروق فى درجة الاخلال بالتوازن ، مما قد يفسر ما يرى من التباين فى ترتيب الكروموسومات · ولكنه يتضبح من دراســـة الحلايا الاســبرمية الأميـة فى حشرتى ماسيستورهينوس وبراكيستيتس ،



شكل ٧ ــ ١٥ : خلايا أمية للاسبرمات في فصوص الهارجكوين في الحشرة تصفيلها المراكب المستشاس روبروماكيولاتوس تبين السلوك التفاضل لكرومومومات الجنسس (أسود) والارتوسومات (تحديد خارجي) على الصفيحة الاستوائية • فبينما تأخذ الأولى في التوجيه المدى تدفع الثانية الى جانب الخلية نتيجة لما يبدو من استطالة الياف المغزل •

حيث يختلف سلوك كروموسومات الجنس عن سلوك الاوتوسومات ، أن الكروموسومات ليست مجرد أجسام خاملة فتزاوج خارج المغزل ولكن تبين أن كلا منها (فرديا) يحدد بقاء التوازن العرضى ، ولابد من أن يكون حناك أيضا توازن طولى فعال ليمنع الكروموسومات من الانسياب في اتجامال ألم قبل بدء تحركات الدور الانفصالى ، ومن المنطق المعقول أن نفترض أن مغاهو احدى وظائف أنصاف الألياف المغزلية ،

وقد توافر برهان طبيعى عن تأثير المغزل على الكروموسومات فى دراسة لسلوك الكروموسوم X فى ذكر من طراز XO لضرب من المانتيدات (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ أ) • فمن المتوقع اذا تعرض كروموسوم X مغرد فى خلية اسبرمية أمية ، لقوة مغزلية طاردة أن تكون ازاحته الى خارج المغزل سهلة حيث انه مثبت الى أحد القطبين فقط بليفة مغزلية واحدة • ولتلانى حدوث ذلك فى معظم الكائنات من الطراز XO أه فان الكروموسوم X

يمر مبكرا الى أحد القطبين قبيل اتمام تحركات الدور الانفصالى ومع ذلك فان كثيرا من الأنواع تتميز بعملية طرد خفيفة لهذا الكروموسوم وفى حشرة همبرتيللا من المانتيدات ، يتأخر سنترومير الكروموسوم X فى تفاعله مع القطب ولا تتكون ليفته المغزلية الا بعد أن تتم الاوتوسومات اتصالاتها القطبية ويزاح الكروموسوم X بطريقة سلبية الى خارج المغزل ، ولا يتصل هذا الكروموسوم بالقطب القريب منه بليفة مغزلية الا بعد أن يصبح فى السيتوبلازم خارج المغزل (شكل ٧ – ١٦) ، وبالمثل يتأخسر ذهاب الكروموسوم X الى القطب غير أنه فى نهاية الأمر يتبع تحركات الدورالانفصالى النموذجية ، وأخيرا يجب أن نشير الى أن الكروموسوم X يسلك أحيانا كالاوتوسومات فتتصل ليفتان مغزليتان من القطبين بالسسسنتروميرين ألشقيقين) وهكذا يكون الانقسام فى الدور الانفصالى الاول انشسطاريا وتكون التحركات الانفصالية منتظمة ، وفى هذه الحالات يكون الكروموسوم داخل المغزل ولم يطرد خارجه ،

ولربما يكون الدور الذي يلعبه المركزان القطبيان في تكوين المغزل ، من أبرز الأدلة على نشاط القطبين • وبحكم الضرورة فان المعلومات التي لها اتصال بالموضوع يجب الحصول عليها من تلك الكائنات التي بها مراكز قطبية ذات تركيب بنائي مرئي ومعظمها كائنات حيوانية • وعلى هذا فان الطريقة التي يتكون بها المغزل في النباتات الراقية يجب أن تظل موضع شك بسبب خلوها من المراكز القطبية المرئية • والموضوع شديد التعقيد حتى في الحيوانات ، وحيث يبدو أنه يمكن للمغزل أن يتكون بمختلف من المطرق تبذل فيها المراكز القطبية والنواة والكروموسومات درجات متباينة من التأثير في تحديد التكوين البنائي النهائي للمغزل •

على أنه تبرز هنا حقيقة واحدة ، فضمان تكوين مفرل حقيةى عامل مستدق الطرفين ، أى مدبب عند كل من الطرفين ، يجب توافر وجود مركزين قطبين ونواة (شريدر ١٩٤٧ أ) • فعند غياب النواة ، كما فى البيضات المستخرجة منها النواة يمكن للمركزين القطبين تكوين الشدعاعات النجمية ، ولكن الاخيرة لا تتداخل لتأخذ شكل المغزل الحقيقى الا بطريق المصادفة فقط (مارفى ١٩٣٦) • كما بين لامز (١٩١٠) أنه فى بيضة الاريون من الرخويات يكون المركزان القطبيان المغزل عن طريق اتحساد الشدعاعات النجمية المتداخلة وذلك قبل تفكك الغشساء النووى • ولكن

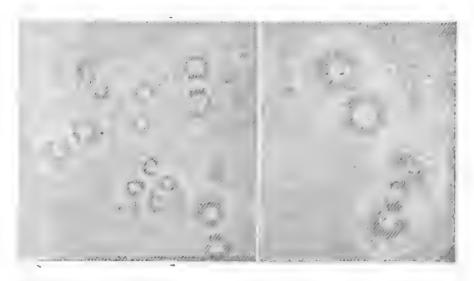


شكل ٧ ـ ١٦ : خلايا أمية للاسبرمات في المانتيد ، هامبرتيبللا (أ) دور قبيل الاستوالي مبكر يظهر بد، تكوين المغزل وعدم توجيه الكروموسوم X (ب) قبل الاستوالي متأخر وماذال الكروموسوم دون توجيه ولكنه لفظ أيضا خارج المغزل (ج) الدور الاستوالي الأول ، منظر قطبي ويظهر الكروموسوم X خارج منطقة المغزل (د) كما في (ج) ولكن من منظر جانبي ويظهر الكروموسوم X خارج المغزل بالذات ولكنه متصل بليفية مغزلية واحدة تربطه باقرب قطب ويبدو الاطار الميتوكوندوري حول المغزل واضحا تماما في الهامبرتيبللا ،

يلزم قبل أن يكون هذا المغزل فعالا وظيفيا أن يدمج معه مواد نووية وهذا ينبىء بصفة قاطعة أن السائل النووى جزء أساسى من المغزل بالرغم من عدم توافر معلومات تهيىء حلا لمعرفة الطريقة التي يتحول بها انسائل النووى الى مادة المغزل والواقع أن مازيا (١٩٥٥) يعتقد أنه

لا يمكن أن يكون اسهام النواة في المغرل كبيرا وأن غالبية بروتينات المغزل من مصدر سيتوبلازمي ويبدو أن النشاط القطبي ، عند انحلال الغشاء النووي , يحدث توجيها طوليا لجزئيات السيتوبلازم ، وأن السائل النووي مو الذي يكسب المغزل خصائصه المبيزة • ولا يعرف للآن اذا ما كان هذا النشاط هو نتيجة لتفاعلات فيزيائية أو كيميائية •

وتعوزنا هنا كلمة تحذير ، فطالما قدم الاقتراح بأن المواد التي يتكون منها المغزل ترجع الى أصل بووى وسيتوبلازمي معا • ولكن هذا الرأى يعتمد على دليل مستمد من المشاهدات وليس نتيجة تحليلات ـ هذا بالاضافة الى



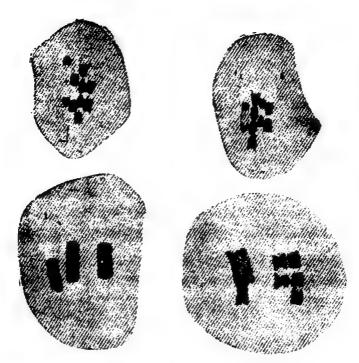
شكل ٧ - ١٧ : الجهاز الميتوزى كما فصل من بيضات قنفذ البحر ويتكون من كواكب ومفازل وكروموسومات و اغلب الرسوم لادوار الانفصال فيما عدا دور استواثى واحد فى المصورة الى اليسار و وتحتوى أيضا هذه الصورة على رسم لتشكيل رباعي الأقطاب و

أنه لا يعرف عن الطبيعة الكيميائية للسائل الا القليل • ويهيى تكنيك مازيا ودان (١٩٥٢ ، مازيا ١٩٥٥ ، ١٩٥٥) وسيلة لحل هذا الموضوع حيث انهما قد نجحا في فصل المغازل من بيضات قنفذ البحر بالجملة (شكل ٧ ـ ١٩٥١) • وتتكون غالبية المغزل من مواد بروتينية ، ولروابط الكبريت أهمية في المحافظة على ثباته • وكما بين انوى (١٩٥٢ ، ١٩٥٣) أن الألياف البروتينية تعرض انكسارا مزدوجا قويا في الضوء المستقطب وهي تؤلف حوالي ١٢ ـ

 ه المائة من كل البروتين في البيضة • ولابد أن تلقى التجاربالستقبلة ضوءا على أصل بروتين المغزل وعلى التفاعلات الكيميائية الحيوية التي تؤدى
 الى تجمعه في صورة مغزل عامل يقوم بوظيفته •

وعلى سبيل الايضاح سنذكر هنا طرازين متطرفين لتكوين المغزل ، المغزل في وضوح ملحوظ (كليفلند ١٩٣٨) • فالسنتريول في هذا الكائن جسم طویل رفیع یبلغ طوله من ۱۰ الی ۳۰ میکرونا ویتصل به من الأمام الجهاز السوطي وينتهي من الحلف بسنتروسوم كري (شكل ٣ – ٦) ٠ ويتكون المغزل كلية من شعاعات نجمية تتداخل وتلتحم وهذه تنشأ منالنهاية الحرة للسنترويول • ويقوم السنتروسوم المنتشر بالتحكم فقط في الاتجاه الذي تسلكه الشعاعات النجمية ، وبذلك يعين بطريقة غيان مباشرة شكل المغزل • وهكذا فأن بعض أنواع البروتوزوا التي لها سنتروسوم مغلبطخ تعطى مغزلا رفيعا في حين أن أنواعا أخرى ذات سنتروسوم كرى تعطي مغزلا أكثر اكتمالا واستدارة • وفوق ذلك في الباربيولانيمفا فان شهاعات نجمية أخرى تكون و الألياف الكروموسومية الخارجية للنواة ، والتي تتصل بالغشاء النووي السليم حيث تتصل ، الإلياف الكروموسومية الداخلية ، في النواة والتي تمتد من السنتروميرات الى السطح الداخلي من الغشاء النووي • ويبدو أن الالياف الكروموسومية الخارجية هي وحدها التي تعمل في تحركات الكروموسومات • ويتم الانقسام في هذا النوع داخيل النواة ولا يحدث مطلقا أي انحلال للغشاء النووي • ولذا فانه يوجد شك فيما اذا كان السائل النووي يكون فعلا جزءًا من المغزل • وهذا بالرغيمن أنالالياف الكروموسومية تبقى بدون النواة مجرد شماعات نجمية لا تؤدى عملا ٠

أن تكوين المغزل فى الانقسام الأول للعملية الميوزية فى بيضة الحشرة الكروشيزموس من النوع المباشر حيث ان منشأ المغزل كله من داخل النواة (هيوز ـ شريدر ١٩٢٤) • ونفس الحال صحيحة أيضا فى كثير من الحشرات الكوكسيدية (شكل ٧ ـ ١٨) و (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ ب) • وفى البروتورتونيا واللافيا يكون كل كروموسوم مجموعته الخاصة من الخيوط الكروموسومية من السنترومير المنتشر ولا يكون لهذه الألياف أى توجيه الى المناطق القطبية المرتقبة • ولا تبدى هذه الكروموسومات ومعها اليافها أى بوادر للتوجيه الا عندما تبدأ القوى القطبية عملها فى أواخر الدور التمهيدي



شكل ٧ ــ ١٨ : خلايا أمية للاسبرمات في البروتورتونيا (أعلى) واللافيابوفاري (أسفل) تبين المناصر المغزلية المنفصلة للكروموسومات مجتمعة فيما يشبه جهازا واحدا عاملا •

فتبدأ ترتيبا يؤدى الى تكوين الصفيحة الاستوائية · ومن الواضع أن مثل هذا المغزل يتكون من أجزاء منفصلة تقابل أزواج الكروموسومات من حيث العدد · ولا يتفكك الغشاء النووى الا قبيل الدور الاستوائى بقليل ولكن بعد ظهور الالياف الكروموسومية بمدة طويلة · ولا يبدو أن هناك أليافامستمرة ·

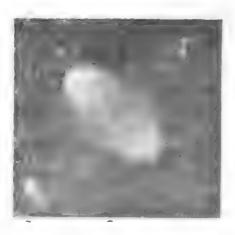
وهناك أنواع أخرى تعرض صورا لتكوين المغزل تقع فيما بين هذين الطرازين المتطرفين ويبدو أنه من المكن أن تنشأ الليفات الكروموسومية من السنترومير وحدها دون الرجوع الى المراكز القطبية أو الى تفاعل بينهذه المراكز والسنتروميرات و ولا يعرف بالتأكيد اذا ما كان يوجد هناك صور للمغزل تتكون من ألياف مستمرة فقط وهذا بالرغم من أنه يظن أن هذه هى الحال في فراشة الاورجيا (جرتسمار ١٩٢٨) .

ولا يخلو الأمر من أن يكون لحالة تكثف الكروموسومات تأثير على تكوين المغزل وعمله * ففي الحلايا الأمية الاسبرمية في الكوكسيد جوسيباريا

تتكشف كروموسومات احدى المجموعتين قبل الأخرى وتتصل كروموسومات هذه المجموعة الهتروبكنوزية بمغزل أحادى القطب وتتحرك الى هذا القطب وتستبعد قبل أن تكون كروموسومات المجموعة الأخرى قد استعدت للتوجيه الاستوائى •

وتؤدى بنا الطرق المتنوعة التى تتكون بها المغازل الى الاستخلاص بأنها متنوعة التركيب البنائى • وقد دلت دراسات استخدمت فيها تكنيكات متنوعة على أن المغزل ذو طبيعة متجانسة ، على أن هناك عديدا من المساهدات الخاصة بالألياف المغزلية فى الخلية الحية تعارض هذا (كليفلند ١٩٣٤ م كوبر ١٩٤١ ، انوى ١٩٥٣ ، ١٩٥٧) • ويبدى المغزل فى التحضييات المصبوغة تركيبا بنائيا محززا ولكن يبقى الاشكال فى كم من هذا المظهو يمكن أن يعزى الى الانكماش ، وخصوصا أن طرق التثبيت المعروفة باحداثها للانكماش هى التى تستعمل بصفة خاصة فى اظهار العناصر الليفية فى المغزل فمثلا انه لمن المساهد عامة فى الأنسجة ، أن المغزل فى الحلايا الجيسة التثبيت التى توجد عند السطح يكون عادة متجانسا • فى حين أن المغزل فى الحلايا التي فى داخل كتلة من النسيج والتى يحدث بها انكماش ، غالبا بسبب عدم كفاية التثبيت أو بطئه ، يعرض ألياف المغزل بكل جلاء •

ولا تزال تؤلف مشاهدات بيلار الأساس الأصلى لكثير من الدراسات التى تلتها عن التركيب البنائى للمغزل وقد لحص شريدر (١٩٥٣) أدلته التى تؤيد النظرية الفرضية عند وجود توجيه طولى للعناصر التى يتكون منها المغزل كالآتى : (١) أنه فى المحاليل الأعلى ازموزيا يكون انكماش المغزل أكثر عرضيا منه طوليا • (٢) فى المغازل المنحنية تكون الألياف أشد تقاربا بعضها من بعض بالقرب من الانحناء • (٣) الحركة البراونية للحبيبات التى يتصادف ادماجها داخل المغزل تكون اشد فى الاتجاه الطولى منها فى الاتجاه العرضى • و (٤) انشقاق المغزل الناشىء عن الضغط أو الانكماش يكون طوليا دائما • ومن المعتقد بصفة عامة الآن أن المغرل يجب أن يكون نوعا من البللورة السائلة أو عنصر ملامسة وهذه أجسام ذات توجيه جزيشى معين أو ذات نظام شبكى • والحقيقة المعروفة أنه فى الضوء المستقطب يعطى المغزل الحى فى بيض شوكية الأجنحة انكسارا مزدوجا لما يؤيد الاستخلاص بوجود مكونات بيض شوكية المحور الطويل (شكل ٧ – ١٩) (انوى ١٩٥٢ ، ١٩٥٣) • ليفية موجهة مع المحور الطويل (شكل ٧ – ١٩) (انوى ١٩٥٢ ، ١٩٥٣)





شكل ٧ .. ١٩ : المغزل في بيضة الدودة البحرية كيتوبترس (الى البسار) ، مصورة في الفدوه الستقطيه ٥ الى البدين ، عرض لنفس الصورة مع كثير من التفاصيل التي لا يمكن توضيحها في الصورة الفوتوغرافية ٠ .

الى ابرازها أو يكشف الضوء المستقطب عن توجيهها • وتدل دراسسات انوى أن الليفيات ذات الانكسار المزدوج تمتد من أحد القطبين الى الآخر ومن كل قطب الى السنتروميرات ، ولكن لم يتمكن سوان (١٩٥١) من أن يدعم صحة التركيب الليبغى للمغزل وذلك بالرغم من أنه واضح تماما أن المغزل في مجموعه مزدوج الانكسار •

ولذلك ينشأ هذا السؤال عما اذا كان المغزل كيانا مركبا يتكون من الييفات داخل مادة محيطية اساسية ، أو أنه لا توجد الا مادة محيطية فقط شديدة التوجيه ، وليس من الضرورى أن تكون اللييفات مختلفة كيميائيا عن المادة المحيطة فقد تكون أشد توجيها فقط نتيجة للتفاعل بين القطبين أو بين القطب والسنترومير ، وهناك عنة أدلة مختلفة النواحى تساند الفسكرة القائلة بأن المغزل ذو طبيعة مركبة وأنه مكون من مادة محيطة أساسية لاتمر فقط خلالها الإلياف بل أيضا تنكمش وتستطيل في حرية ومستقلة عنها ، وستوحى هذا من الطريقة التي تطرد بها الكروموسومات من النواة (هيوز عبور معريد لاسترجرن (١٩٤٧) وموجودة بطريقة ضمنية في النظرية الكروموسومات على أنها تسحب داخل المادة المحيطة بوساطة الإلياف ، كما

بين انوى أن الكولشسين يتلف الانكسار المزدوج ، أولا ، في المادة المحيطة في المغزل والشعاعات النجمية بينما تفقدها الالياف الكروموسومية في بطه أشد .

تحركات الدور الانفصالي

كانت تحركات الكروموسومات من الصفيحة الاستوائية الى المنطقتين العلى العمليات الخلوية التى درست بأعظم استفاضة ويرجع هذا الى السهولة التى يمكن بها دراسة الخلايا وهى فى الحالة الحية • ويمكن اجراء قياس دقيق لهذه التحركات مما يهيىء للباحث امكان الحصول على ابيانات كمية وصفية يمكن بعد ذلك الربط بينها وبين التغيرات التركيبية التى تحدث فى نفس الوقت •

وقد قام شريدر (١٩٥٣)باستعراض مستفيض للنظريات الفرضية العديدة التى قدمت لتفسير حركات الدور الانفصالى ، وواضح فى معظم الحالات أن التفسير الذى يقدمه الباحث للميكانزم الذى تشمله العملية ، يتوقف على المعتقدات الابتدائية التى يعتنقها هذا الباحث فيما يتعلق بالتركيب البنائي للمغزل ، وهكذا ، فأن دارلنجتون (١٩٣٧ أ) ، الذى يلتزم منزمن طويل بأن الياف المغزل ما هى الا تكوينات مصطنعة ناتجة من التثبيت ، وافترض أنه من المكن ارجاع جميع تحركات الكروموسومات فى النواة وعلى المغزل الى قوى تنافرية أو تجاذبية طبيعية كهربية استاتيكية (استاكهربية) . وهذه الفكرة ، وهى توسيع للنظرية الفرضية التى وضعها ليل من قبل فى عام وهذه الفكرة ، وهى توسيع للنظرية الفرضية التى وضعها ليل من قبل فى عام بمقتضاها تكون التحركات الانفصالية انعكاسات للتنافر بين سنتروميرات بمقتضاها تكون التحركات الانفصالية انعكاسات للتنافر بين سنترومين المتزاوجين فى الوحدة الثنائية الميوزية ،

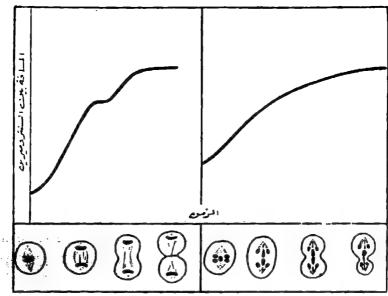
وبالرغم من وجود حالات معروفة يبدو فيها أن التحسيم الذاتى للكروموسومات في تحركاتها هو أكثر التفسيرات واقعية ، فأن نظرية دارلنجتون الفرضية الاستاكهربية غير مقنعة بسبب فروضها الابتدائيسة المتعلقة بألياف المغزل وكذلك بسبب عدم وجود أدلة تجريبية عن وجود قوى

بهذه الطبيعة • ويمكن اقامة نفس الاعتراضات ضد النظريات الفرضية الأخرى التي تشمل ظاهرات الانتشار والانسياب فأنها مثل النظرية الاستاكهربية لا تزيد على أنها مجرد أوصاف لاحداث تقع دون ربط مقابل لها مع المظهر المنفير للمكونات الحلوية الأخرى •

وقد هيأت البيانات الكمية عن تحركات الكروموســـومات في الدور الانفصالي ما يبدو أنه حسل مقنع للموضوع (بيلار ١٩٢٩ ، باربر ١٩٣٩ ريس ١٩٤٣ ، ١٩٤٩ ، هيوز وسوان ١٩٤٨) • وبالرغم من أنه قدنشأت بعض الفروق في المفهومات يبدو أنه لم يعد هناك أي شك في أن حـركة الكروموسومات الى القطبين ، في الحلايا الحيوانية على الأقل ، تحدث عن طريق تقلص عناصر مغزلية طولية التوجيه وباستطالة جسم المغزل • وفي الخلايا الامية الاسبرمية الأولية في النطاط أو من البربري ، تاماليا ، تجرى العمليتان معا في نفس الوقت ، واذا وقعت ، في رسم بياني ، المسافة بين السنتروميرات ضد الزمن (شكل ٧ ـ ٢٠) ينتج منحني متصل غير متقطع ٠ أما في الخلايا الجنينية والخلايا الأمية الاسسبرمية الثانوية في التاماليا والحسلايا الأميسة الاسبرمية الأولية في حشرتي البروتونور والثليا فان العمليتين تقعان في وقتين مميزين مما ينتج عنه منحني مكون من حرفي 🛭 يفصلهما هضبة (مسطاح) • ويمثل الجزء الأول من المنحني الحركة الراجعة الى تقلص عناصر المغزل ويمثل الجزء الثاني الحركة الراجعة الى استطالة المغزل وهي التي تدفع الصغيحتين الشقيقتين بعضهما عن بعض ٠ ومن المكن ، حتى في النطاط حيث يتوافق الزمن للعمليتين أن تكتب احداهما دون التأثير على الأخرى (ريس ١٩٤٩) ٠ وعلى ذلك يمنع محلول الكلورال هيدريت (١٠٠٠٪) استطالة المغزل ولكنه لا يؤثر في تقلص عناصر المغزل وهي حقيقة تدلل ثانية على أن المغزل ذو طبيعة مركبة في بنائه ووظيفته •

وقد افترض ريس أن الفروق في الانفصال الزمنى بين تقلص العناصر المغزلية واستطالة المغزل ترجع الى طراز السنتروميرات الموجودة ، أى هل هي من الطراز المحدد أو المنتشر • فالكروموسوم المستعرض ذو السنترومير المنتشر سيميل الى تأخير انتفاخ المغزل أكثر مما يمكن للكروموسوم ذى السنترومير المحدد وبذلك يؤخر الاستطالة أيضا •

والعبارة و تقلص عناصر المغزل ، غبارة غير ملزمة برأى ولا تتضمن أى



خلاط حنیشہ وئے انتامالیا خلاط آمیہ گانویہ ہلاہپرمائے فی النامالیا خلاط امدارہ الائمیر ہلاہپرمائے فیالپروٹیئور خلاط آمیہ آوریہ ہلاہپرمائے فی الپروٹیئور خلاط آمیہ آوریہ ہلاہپرمائے فئے الناسا

خلالأأمية أولية أسبرمية نى الناماليا

شكل ٧ ـ ٢٠ : الحركة الانفصالية في طرز مختلفة من الخلايا كما قدرت من المسافة بين السنتروميرات • الى اليسار ، الهضبة التي تظهر بالمنحني تفصل الحركة المبكرة للكروموسومات الناشئة من تقلص الألياف الكروموسومية ، عن الحركة المتأخرة الناشئة من استطالة المغزل • الى اليمين ، لا توجد هضبة ، وتعزى جميم الحركة الى استطالة المغزل •

ميكانزم فيزيائي كيميائي (فيزوكيميائي أو كيموفيزيائي) معروف ويعتقد بيلاد أن الكروموسوم يتصل بالليفة المستمرة عن طريق «ليفة الجر أو السحب» وأن الحركة الابتدائية تتضمن فعلا انزلاقيا للكروموسوم على «الليفة المستمرة» في اتجاه القطب و وتتضمن الحركة التالية امتداد « المنطقة البينية أو الجذع الرئيسي » على أن ريس لم يجد أي دليل على وجود جذع رئيسي ولكنهيقترح أن استطالة المغزل هي نتيجة للحقيقة في أنه ينتفخ ثم يمتط ومن ناحية أخرى يقترح هيوز وسوان أن تقلص العناصر المغزلية هو تعبير لميكانزم انقباضي ينتج عنه جذب الكروموسومات الى القطبين • كما كشفت أيضا دراساتهما والتي استعملا فيها الضوء المستقطب أن التوجيه الجزيئي أكشر تحديدا عند قطبي المغزل عنه عند المنطقة الاستوائية • وعلى ذلك تكون المراكز

القطبية هي المصدر الذي تنشأ منه القوى الموجهة التي تشكل المغزل من البروتوبلازم المتماثل التوجيه (غير الموجه) •

وتسمع مرونة الغشاء الخلوى فى الخلية الحيوانية بحدوث استطالة فى المغزل وفى الخلية، • كما أن عدم المرونة النسبية لجدار الخلية النباتية عند وقت الانقسام لا تسمع باستطالة الخلية ، ونتيجة لذلك فليس هناك دليل على حدوث استطالة للمغزل •

ومن المحتمل أن تكون كل الحركة الانفصالية في الخلايا النباتية ناتجة من تقلص عناصر المغزل • والعكس صحيح للخلايا الأخرى • ففي الخلايا الاسبرمية الأمية الأولية في التماليا لا يحدث تقلص للعناصر المغزلية وتعزى الحركة الانفصالية بأكملها الى استطالة المغزل (ريس ١٩٤٣) • ونجسد نفس الحال في الحشرة الحرشفية الأجنحة اورجيا والتي يبدو أن كروموسوماتها ليس لها ألياف كروموسومية (كرتشمار ١٩٢٨) •

وفى الخلايا الحيوانية ، يعقب اتمام الحركةالانفصالية حدوث الاحتناق الذى يقطع الخلية الى خليتين ، وتحكم استطالة المغزل هذه العملية بدليل أنه اذا فشلت الاستطالة لا يظهر تحزيز الاختناق (ريس ١٩٤٩) ، أما اذا انتفخ المغزل كالمعتاد وفشلت الكروموسومات فى الانفصال (تحدث هذه الظاهرة لزوجة الكروموسومات الناتجة من أشعة X (فانه ينشأ عن ذلك انبعاجات جانبية غير متساوية ، وواضع أن الكروموسومات تتصل بالقطبين عن طريق الألياف ، ولكن لزوجتها تمنعها من الانفصال الخالص ، وبطريقة غير مباشرة تمنعها من الاستطالة ، والحروج من هذا الموقف فى الخلايا النباتية يكون بتكوين الصفيحة الخلوية التى تقطع الخلية الى نصفين ،

البابالثامن

العبوروتكوين اككيازمات

أبرزت المناقشة التمهيدية للعبور ، في البساب الرابع ، نواحي من الموضوع أوضحت كثيرا من الظواهر المتضاربة التي صادفت الباحثين في باكورة الدراسات الوراثية ، وقد ساعدت هذه الدراسات على ارساء واستتاب نظرية الكروموسومات للوراثة حيث بينت بجلاء أن العبور يحدث في المرحلة الرباعية الحيوط في الدور التمهيدي للانقسام الميوزي ، وأنه يسبقه تلاصق بين الكروموسومات النظيرة وأنه يؤدي ، عن طريق تبادل مشترك بين المادة الكروماتينية ، الى انفصام في مجموعات الارتباط كلما حدث عبور ، فتتبادل كتل من الجينات وليست مواقع مفردة منها ، كما فسرت ظاهرة التداخل لماذا تكون مواضع العبور في أي زوج من الكروموسومات النظيرة موزعة بطريقة منتظمة الى حد ما على مدى طولها ،

ومع هذا فان العبور لا يزال أحدى المشاكل الرئيسية في الوراثة السيتولوجية ويرجع بعض ذلك الى أنه لم يتم للآن فهم ميكانزم العبور تماما ويرجع بعضه الآخر الى أن هذه الظاهرة عرضة لتباين كبير وغالبا لا يمكن التنبؤ به م نتيجة لكثير من العوامل الداخلية والخارجية ولذلك فان اقتراح أى نظام لتفسير العبور يجب ، بحكم الضرورة ، أن يتضمن ويفسر هذه التباينات التي صودفت وبالرغم من أن نظررية دارلنجتون (دارلنجتون ١٩٣٧ أ) التي سنشرحها فيما بعد ، قد لاقت قبولا واسعا لما تتمتع به من بساطة منطقية ، فانه من الواضح ضرورة النظر اليها بشيء من التحفظ حتى ولو أنه كما أشار استرتفانت (١٩٥١ أ) عن كره منه ،

ويصبح من الضرورى عند هذه المرحلة أن نحدد معنى بعض المصطلحات . فقد اعتاد باحثو الوراثة والسيتولوجيا ، تابعين في ذلك آراء دارلنجتون ، أن

يعادلوا الكيازما بالتبادل الكروماتيدى • والمصطلح الأول وصفى ويرجم الى يانسنز (١٩٠٩) ويشير الى تبادل مرئى في الرفقة بين زوجي الكروماتيدات دون تحديد لطبيعة التغير وحدوثه على أي المستوين ، الانشـــطاري أو الاختزالي ، أو بالتأكيد دون القطع بحدوث تبادل في الكروماتين ، وقد كان اكتشاف كوبر (١٩٤٩) للكيازمات في ذكور الدروسوفلا رغم عدم حدوث العبور بها يؤكد أنه لم يعد من المسموحبه المطابقة التامة بين هاتين الظاهرتين دون أي تساؤل • وعلى هذا فان ما جرت عليه العادة من عد الكيازمات كوسيلة لايجاد الحد الأدنى لعدد التبادلات في الكروموسوم الواحد أو في الْحَلَيَّةِ الواحدة يفقد كثيرًا من الثقة في صحته • هذا فضلا عن أن عملية الانزلاق الطرفي تجمل تقرير المواضع الأصلية للكيازمات وعددها أمرا لا يركن اليه • ومن الناحية الأخرى فان التبادل الكروماتيدى هو النتيجة المباشرة للعبور ١٠ اى التبادل الذي يحدث بين كروماتيدتين غير شقيقتين المتبوع باعادة للالتحام في تصالب ليعطى توافيق ارتباطية (اتحادات) جديدة ومن هذا نرى أن اكتشاف التبادلات الكروماتيدية يكون بوسائل وراثيــة وليس بوسائل سيتولوجية • وسيكون استعمال هذه الصطلحات فيما يل وفقا للتعريف السابق •

منشأ الكروماتيداتالعبورية

حيث ان العبور يحدث عند ازدواج الكروموسومات طوليا وعليه فانه يقع عندما تكون الكروموسومات النظيرة المتزاوجة في المرحلة الرباعية الحيوط فتشمل العملية الكروماتيدات لا الكروموسومات الكاملة • وهمنم النظرية الفرضية التي أقامها بردجز (١٩١٦) على أساس تجريبي ، متبعا دراسة يانسنز (١٩٠٩) السيتولوجية للكيازمات ، تهييء تفسيرا مباشرا للحقيقة المعروفة من أنه يندر أن تظهر قيمة للعبور بين جينين مرتبطين تزيد عن ٥٠٪ مهما كانت درجة انفصالهما وراثيا • وكما يدل الشكل (٤ - ١١) فان كلا من الطرق الأربع المكنة للتبادل بين أية كروماتيدتين غير شقيقتين تعطى كروماتيدتين عبوريتين وكروماتيدتين غير عبوريتين (لا عبوريتين) • وعند الحصول على كروماتيدة لا عبورية في النسل الناتج من التلقيسسح وعند الحصول على كروماتيدة للعبور ، فانها قد تكون منواتجزوجمن الكروموسومات الاختباري في تجربة للعبور ، فانها قد تكون منواتجزوجمن الكروموسومات

النظيرة التي لم يقع بها تبادل وراثي أو من زوج حدث به العبور مرة واحدة أو أكثر •

وتختلف أنواع الكروماتيدات الناتجة من تبادل مزدوج تبعا للكيفية التى اشتركت بها الكروماتيدات فى التبادل الأول بالنسبة للكروماتيدات النى اشتركت فى التبادل الثانى • وقد وضع ذلك فى الشكل (٤ ـ ١٢) • ومن حصر أنواع الكروماتيدات الناتجة من العبور المزدوج يتبين أن نسبة الكروماتيدات اللاعبورية الى الأحادية العبور الى المزدوجة العبور هى ١ : ٢ : ١ ولجردالسهولة يطلق على طرق العبور المزدوج بالتبادلات الثنائية أو الثلاثية أو الرباعية الحيوط دالا ذلك على عدد الكروماتيدات المختلفة التى اشتركت فى التبادل عند موضعى العبور • وبذلك نتوقع عند حدوث العبور المزدوج نوعين من التبادل الثلاثي الخيوط •

واذا ما حدث فى زوج واحد من الكروموسومات أكثر من تبادلين فإن العلاقات بين الكروماتيدات تصبح معقدة ولكن يمكن بيان أنها تنشأ بنسب يمكن التكهن بها (جدول ٨ ـ ١) •

واليك مثلا معينا يساعد في بيان كيفية استعمال هذه الطريقة عند تحليل نتائج التجارب • فقد درس بردجز وآخرون (مورجان وبردجيز وشولتز ١٩٣٥) العبور في الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر مستخدمين تسعة مواقع موزعة جيدا عليه بحيث تعطى ثمان مناطق يمكن اكتشاف العبور بها • ويعطى الجدول (Λ – Υ) النتائج التي حصنوا عليها من ١٦٦٣٦ ذبابة •

وكما أشرنا سابقا ، لا تعطى الكروماتيدات التى نحصىل عليها فى النسل صورة واضحة عن التبادلات التى وقعت والتى اعطىت هذه الكروماتيدات ، غير أنه يمكن تحويل بيانات العبور الى بيانات للتبادلات ، باستخدام المعلومات الحاصة بالتكرار النسبى لأنواع الكروماتيدات المتوقعة (جدول $\Lambda - 1$) .

وباتمام ذلك (جدول ٨ ـ ٣) يصبح منشأ الفئات الكروماتيدية أكثر جلاء ونحصل على فهم أوسع عن التكرار الاجمالي للتبادلات في كروموسوم معين • وقد وجد أن التبادلات الأحادية والثنائية هي التي تنشأ عنها

جدول ۸ ـ ۱ نسب الكروماتيدات العبورية واللاعبورية الناتجة من الأنواع المختلفة من التبادلات

ة ونوعها	اتيدات الناتج	نسبى للكروه	، التكسرار اأ	التبسادلات	عبد
رباعية العبور	ثلاثية العبور	ثنائية العبور	مفردة العبور	بورية	ελ
		\	\ Y	1	صغر ۱ ۲
١	٤	٦	٤	1	۲ ٤

جدول ۸ - ۲ ملخص بيانات بردجز عن العبور في الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر (مورجان وبردجز وشولتز ١٩٣٥)

نسبة المئوية للأفراد	عدد الأفراد ال	نوع الكروماتيدة من حيث العبور
٩٠٠٤	17.4	لا عبورية
۸ر٦٤	V000	مفردة العبور
11)1	1918	ثناثية العبور
؛ر•	71	ثلاثية العبور
٠,٠	صفر	رباعية العبور
۰ر۱۰۰	17147	الحمسلة

جـ دول ۸ – ۳ تعلیل للکروماتیدات الناتجة من بیانات بردجز عن طریق حساب عدد التبادلات التی تمثلها کل منها (وینشتین ۱۹۳۹) ۰

النسبة المثوية		طراز الكروماتيدة			
لنوع التبادل	ثلاثية العبور	مزدوجة العبور	أحادية العبور	لا عبورية	
7رہ	71	1914	V000	77·V 9·£ 1	عديمة التبادل
٥ر ٨٤ ٩ر ٢٤	•	۱۷۳۰ ٪	4914 X 451. X	4917 /	أحادية التبادل ثنائية التبادل
۳٫۰	۸/ ۱۲	1AT T/A	184 4/4	٧/، ١٦	ثلاثية التبادل

الغالبية العظمى للكروماتيدات الناتجة في حين أن عديمة التبادل والثلاثية كانت نادرة نسبيا و وبالطبع فان هذه الطريقة لحساب منشأ الكروماتيدات الناتجة يبنى التنبؤ فيها على أساس فرض أن العبور بين كروماتيدتين غير شقيقتين في أحد المواقع لا يؤثر بأية حال على الكروماتيدات في نفس الكروموسوم التي قد يقع بينها عبور في موقع آخر ويعرف هذا التداخل بالتداخل الكروماتيدى ولكنه ، بقدر ما تدل دراسات الدروسوفلا ، يكون غير ذي أثر وعليه لا يمكن أن يزيد العبور بين أي موقعين عن ٥٠٪ على أن هناك ما يدل على أن التداخل الكروماتيدى ذو آثر في بعض الكائنات أن هناك ما يعدى ١ مما يؤدى الى معدلات للعبور تزيد عن ٥٠٪ ٠

موضيع العبيور

لا يتسنى التحديد الدقيق لموضع العبور فى صورة أبعاد كروموسومية الا بعد أن يكون قد تم تحديد مواقع الجينات على خريطة سيتولوجية ، حيث أن الأبعاد المادية والمسافات الخريطية الوراثية ليست وحدات للقياس من التى يمكن تبادل احداها مكان الأخرى • والسنترومير هو انسب المواضع لاستعماله كنقطة للارتكاز والرجوع اليها فى جميع أمثال هذه المسائل ولاسيما

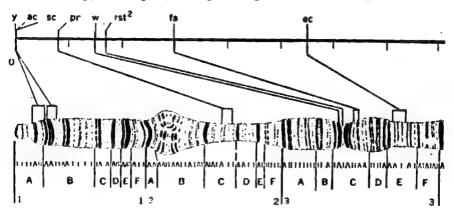
أن هناك من الأدلة القوية ما يشير الى أن للسنترومير تأثيرا ملحوظا على معدل ما يحدث فى جيرته من عبور ، وكذلك بسبب أن العبور فى ناحية منه لا يؤثر فى العبور فى الناحية الأخرى ، وهناك كثير من الأدلة تشير الى أن مغدل العبور لوحدة الطول المادى يختلف على مدى الكروموسوم ،

ويمكن بيان ذلك بطريقة تقريبيه نسبيا في الكروموسومين الشاني والثالث في الدروسوفلا ميلانوجاستر اذا رجعنا الى الخريطة الوراثية (شكل ٤ ــ ١٤) حيث نجه أن طول الذراع اليسرى للكروموسوم الثاني تقريبا هو ٥٥ وحدة خريطية وأن الجين قرمزى العين (pr) الذي يفصله عنالسنترومير وحدة عبورية يبعد عن السنترومير بما يساوى ربع المسافة منه الى نهاية الكروموسوم قياسا على الطول الميتوزى للكروموسوم وكذلك فان الجين أسود الجسم (b) الذي يفصله عن السنترومير ١٤٦ من وحدات العبور نجده يشغل موضعا قريبا من منتصف الذراع و ومن هذا يتبين أن معدل العبور يزداد كلما قاربنا منتصف الذراع ويصل أعلى قيمة له في النصف الطرفي للكروموسوم الذي يبلغ طوله الخريطي ٢٨٦٤ وحدة و

ويسرى نفس الموقف فى الذراع اليمنى للكروموسوم الثالث الذى يبلغ طوله الوراثى ٥٨٥ وحدة فنجد أن الجين قرنفلى العين (PP) الذى يفصله عن السنترومير ١٥٥ وحدة يقع على بعد من السنترومير يقرب من سببع الذراع وأن الجين مشروط الصدر (SF) الذى يفصله عن السنترومير ١٤ وحدة يقع في منتصف الذراع وحيث ان النصف الطرفى الباقى من الذراع اليمنى يشمل ٥ر٤٤ وحدة عبورية فلابد من أن تقع معظم التبادلات فى النصف الطرفى وقياسا على ذلك فان المواقع التى توجد ماديا متقاربة بعضها من بعض فى الأجزاء الوسطية من الأذرع تظهر فى الحرائط الوراثية أكثر تباعدا نسبيا الواحد منها عن الآخر و

ومن الواضع أنه يجب البحث عن السبب الذي ترجع اليه الفروق ، بين الخرائط الوراثية والخرائط السيتولوجية ، في تباين التسوزيع الموضعي للعبور ، فهو في الدروسوفلا على الأقل أكثسر حدوثا في أواسط الأذرع الكروموسومية منه عند نهاياتها أو منه بالقرب من السنترومير ، وعلى ذلك تقصر أو تمتد الأبعاد في الجريطة الوراثية كلما قل أو زاد معدل حدوث العبور لكل وحدة طولية للكروموسوم .

وكذلك يمكن وضع خرائط سيتولوجية من كروموسومات الغدد اللعابية ، بيد أن هذه الحرائط يعيبها أنها لا تعطى صورة حقيقية عن الأجزاء الهتروكروماتينية الكبيرة المجاورة للسنتروميرات في الكروموسيومات الرئيسية الثلاثية في الدروسوفلا ميلانوجاستر • غير أن التركيب البنائي المفصل لهذا النوع من الكروموسومات يسمح بأن يكون تحديد المواقع بهما أكثر دقة ، كما يجعل أيضا من المكن تقرير ما اذا كانت هناك اختلافات موضعية في معدلات العبور وهي دراسة تتضبح استحالة اجرائهما على الكروموسومات الميتوزية ٠ ويستمد الدليل على وجود طوابع موضعيه (محلية) للعبور من مقارنات الأبعاد الحريطية الوراثية مع السيتولوجيا من الموقع لا الى fa في النهاية اليسرى للكروموسوم X (جدول rst - fa ٨ ـ ٤) • فمن هنذه البيانات ، يتبين بجلاء آن المنطقية مرتفعة العبور نسبيا · وأن المنطقة w-rst-fa وتتكون من أربعة أشرطة يمكن تمييزها ، وقد تكون خمسة ، لها نفس معدل العبور (قرا/٪) کالمنطقة y-pr-w التي تتکون من ۷۰ شريطا (شکل ۸ ـ ۱) وليس من الواضع تماما اذا كان هذا يرجع الى ضـــعف ميــكانيكي في الكروموسوم _ مثلا ، كوجود مناطق بينية هتروكروماتينية _ أو يرجع الى اختلافات أخرى أصيلة ناشئة عن ميكانيزية (ميكانزمة) العبور ٠



شكل ٨ ــ ١ : خريطة كروموسومية لعابية وخريطة وراثية لجزء من الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستو ٠

وقد وجدت ماكلنتوك (1987) منطقة مماثلة مرتفعة في معدل العبور في الكروموسوم التاسع في الذرة \cdot فالجين ملون)

جدول ۸ ـ ٤ مقارنة بين معدلات العبور واستخدام ذلك كدالة للمسافة (عدد الاشرطة) في المنطقة y-fa في الكروموسوم X • عدد الاشرطة مبنى على خرائط بزدجز (١٩٣٥) لكروموسومات الغدد اللعابية •

النسبة المئوية للعبور التى تخص كل شــــريط	المسافة الخريطية	عدد الأشرطة بين الجينات	المنطقة
۱۰۲۰ ۸۳۰ر۰ ۱ر۰ ۱۰٫۰	۸د٠ ٧د٠ ۲د٠ ۳د١	٥٧ ١٨ ٢	y-pr pr-w w-rst rst-fa

يقم على بعد ٢٦ وحدة عبورية من نهاية الذراع القصيرة لهذا الكروموسوم ويوجد في الكرومومرة الخامسة أو السادسة من هذا الطرف • ومع أن (yg-2) الكروموميرات متناهية الصغر فان الجين أخضر مصفر - ٢ الموجود في الكوموميرة الطرفية يبعد ١٩ وحدة عبورية من С وهذا وحده يشير الى أن العبور داخل هذه المنطقة أعلى في معدله للوحدة الطولية منه في الأجزاء الأخرى من الذراع • وهناك بيانات أخرى اضافية توضع ذبك بدرجة رائعة ٠ فمن المكن الحصول على اقتضابات طرفية مختلفة لعدمن الكروموميرات في الكروموسوم التاسع • ويتراوح مدى هذه الاقتضابات من فقد الكروموميرة الطرفية فقط الى فقد عدد منها يصل الى أربعة (شكل ٦ _ ٥) • وحيث أن الكروموسومات المقتضبة لا تنتقل إلى النسل عن طريق حبوب اللقاح ، ففي أي نبات خليط للاقتضاب، اذا كانالكروموسوم المقتضب يحمل الاليل السائد C والكروموسوم العادي يحمل الاليل المتنحى C فان أى كروموسوم عادى ينتقل عن طريق حبوب اللقاح حاملا الاليل السائد C لا بد وأن يكون نتيجة عبور بين الموقع C ونهايـة الكروموسوم ويمكن اكتشاف ذلك بوضع حبوب اللقاح هذه على حريرة نبات أصــــيل للأليل المتنحى ٤٠ ويمكن تعيين النسبة المئوية للعبور مباشرة مننسبة الحبوب الملونة الى الحبوب غير الملونة • ويعطى الجدول (٨ - ٥) البيانات التي أعدت على هذا النحو •

جدول ۸ _ ه علاقة العبور بين الموقع C ونهاية الكروموسوم واستعماله كدالة لطول منطقة العبور (ماكلنت وك ١٩٤٣)

عدد الحبوب المفحوصية	النسبة المثوية للعبور	نوع الاقتضاب
		قتضاب يشمل أربع كروموميرات
714.	۲۱۰۲۰	قض ـ ۱۲۹۷ (أ ـ ۲)
1974	۰٫۰۵۲	قض ۔ ۱۲۷۸ (أ ۔ ٤)
. OVEA	۲۰ ر۰	نض ـ ۱۵۰۱ (أ)
1444	۷۲ ر۰	قض ـ ۱۵۵۹ (ب ـ ۲)
7376	۹۶ ر٠	قض ــ ۱٤٦٣ (۲)
	133ر٠	المتوسط
		قتضاب يشمل ثلاث كروموميرات
• * * * * * * * * * * * * * * * * * * *	٥٢٠١	قض _ ۱۲٦٥
		قتضاب يشمل كروموميرتين
1844	۷۰۰۲	قض _ ۱۰۳۳ (أ)
		اقتضاب يشمل كروموميرة ونصغا
£077	۳۳د۸	نض ـ ۱۰۰۷
		اقتضاب يشمل كروموميرة واحدة
77.77	۲۰۰۲	قض ـ ۱۵۰۹
1779	۱ ر۲۱	قض ــ ١٥١٢ (د ــ٧)
	۸۰ر۱۹	المتوسيط
		

وواضح أنه كلما زاد طول القطعة الطرفية التى يمكن للعبور أن يحدث فيها زاد معدل العبور ، غير أن العلاقة ليست طولية تماما حيث ان تأثير فقد الكروموميرة الطرفية على خفض قيمة العبور كان ضئيلا (حوالى ٢٪) ، ولكن زيادة الاقتضاب ليشمل نصف الكروموميرة المجاورة أيضا يتسبب فيخفض سريع في معدل العبور ، وقد يكون هذا راجعا الى فقد قطعة يتركز بشدة حدوث العبور فيها أو قد لا يعدو أن يكون ذلك ببساطة أنها دالة على طول الكروماتين المتوافر لصالح العبور ،

وتدل بيانات أخرى على أن الجين « منقوط » (Dt) يقع على مسافة سبع وحدات عبورية الى الناحية الطرفية من 9g-2 ولهذا فلابد أن يكون العبور عاليا جدا داخل الكروموميرة الطرفية (رودز ١٩٤٥) • وقد بين رودز (١٩٣٩) أيضا وجود حالة مباثلة في الكروموسوم الثاني في الذرة واذا ما استعملت البيانات المأخوذة من الكروموسوم ، بغرض المقارنة ، فقد يبدو أن هناك فرقا كبيرا في هذه الناحية بين الدروسوفلا والذرة • ومع ذلك فان معدل العبور في الجزء الطرفي الأيمن من الكروموسوم الشاني في الدروسوفلا مرتفع نسبيا وذلك للميكرون الواحد من طول كروموسوم الفدة اللعابية •

وعلى ذلك يكنون معاميل العبنور مسباويا $V(1) \frac{7/3}{8/7}$ وللعبنور أكنش استقلالا بحوالى V(1) عنه فى المجموعة الكروموسومية اجمالا V(1) واذا ماقصرت المسافة عن ذلك لتشمل المنطقة V(1) و بنى العين V(1) نجد أن V(1) وحدات خريطية تعادل V(2) ميكرونات من الطول الكروموسومى لتعطى المعامل V(1) أو V(1) ميكرون من الطول لكل وحدة خريطية V(1)

ومع أنه لم يمكن للآن مقارنة الخرائط السيتولوجية مع الخسرائط الوراثية بدقة وعلى مدى طولها الكامل ، فانه توجد فروق ملحوظة بكل وضوح بين معاملات العبور في المناطق المختلفة للكروموسومات • ويتبين هناللكروموسوم للا بأكمله تقريبا في الجدول (٨ ـ ٦) ، وذلك رغم استعمال وحدة أخرى مخالفة لقياس الطول الكروموسومي • الا أن مدى الثقسسة الذي يمكن وضعه في طرق المقارنة هذه لا يزال أمرا مفتوحا للمناقشة • ويرجع أغلب ذلك الى افتقارنا للمقارنات الدقيقة الفاصلة بين الكروموسومات المعوزية وكروموسومات المعابية •

وقد درس ماذر (۱۹۳۱ ، ۱۹۳۸) وتشارلز (۱۹۳۸) بالتفصيل الموضوعات المتصلة بتوزيع مواضع العبور في الدروسوفلا ميلانوجاستر والميكانزمات التي تعمل على تعيين هذا التوزيع و ونظرا لما يدركه ماذر من أن للسنترومير (أو الهتروكروماتين المجاور لها) تأثيرا قويا على العبور ، وأنه عند حدوث تغيرات في العبور نتيجة لتغير الظروف الداخلية أو الخارجية فان هذه التغيرات ، بوجه عام ، أكثر ما تظهر في منطقة السنترومير ، وقد استخلص مازر أن السنترومير يلعب دورا في تحديد التوزيع الموضعي للعبور على مدى طبول ذراعي الكروموسوم ، وعلى ذلك يكون معدل العبور في أي منطقة في ذراع الكروموسوم دالية لبعيد هذه المنطقية عبن السنترومير (الذراعان في الاتوسيومات التي على شكل تعمين الواحدة منهما عن الأخرى فيما يتعلق بالعبور) ، وكذلك ، وبما الواحدة منهما عن الأخرى فيما يتعلق بالعبور فقد وضع الفرض أن ماذر يعتقد أن السنترومير يلعب الدور المحدد للعبور فقد وضع الفرض الاضافي بوجود تتابع زمني لحدوث العبور على أنه يبدأ من السنترومير في

جدول ۸ ـ ٦

تحديد مكان المواقع التى درست على اساس اعتبار الكروموسوم X مائة وحدة مع التوزيع التكرارى للعبور بين المواقع فى تبادلات مفردة بين الكروماتيدات الأربع فى قيم مطلقة وعلى هيئة معدل للعبور لكل ١/١٠٠ من طول الكروموسوم داخل المناطق ٠

(بیانات بردجز مأخوذة عن تشارلز ۱۹۳۸)

معدلُ العبور لكل ١/١٠٠ من الكروموسوم داخل المنطقــة	معدل العبور للمنطقة	المكان على الحريطة الوراثية	الموقع
		7,7	sc
۰۶۱ر۰	۷٥٧	٤ره١	ec
٧٢٧ -	۸٤ر٦	٣ر٢٤	cv
۰۰۸۰	ه۹ره	٣١٦٣	ct
۲۲۷ر۰	٣٣ د ١١	٤٧٧٤	\mathbf{v}
۲۳۲ر۰	۷۶۱	۱ر۲۶	S
۸۰۸ر۰	٦٠ر١٠	٥٠٠٨	f
۲۲۲ر۰	٦٠ر٢	۰ر۹۴	car
۰٥٢٠	٥٧٥١	۰ر۷۴	bb

الاتجاه الطرفى , فيتكون أولا أقرب عبور الى السنترومير ثم تتلوه حالات العبور الأخرى بالترتيب كل منها على بعد أكثر استطرافا من سابقه •

ويكشف تحليل تشارلز (١٩٣٨) لبيانات بردجز (جدول ٨ - ٦) أنه رغم وجود توزيع منتظم للتبادلات من السنترومير الى نهاية الكروموسوم فانه يوجد بالمثل توزيع منتظم لها من نهاية الكروموسوم الى السنترومير ونتيجة لذلك فانه يمكن بالمثل اعتبار الطرف الحر للكروموسوم عاملا فى تحديد توزيع العبور وابعاده و ولا يجد تشارلز ما يؤيد وجود تتابع زمنى لحدوث العبور يبدأ من عند السنترومير و

العبور بين الكروماتيدات الشقيقة

كان من المفروض بوجه عام فى الماضى أنه لا يحدث عبور بين الكروماتيدات السقيقة أثناء الانقسام الميوزى و ومثل هذا الحدث ، فى حالة الكروموسومات العصوية العادية ، يمر دون اكتشاف حيث انه لا يؤثر فى العلاقات العبورية بين الكروماتيدات غير الشقيقة و غير أنه من المكن اكتشاف العبور بين الكروماتيدات الشقيقة فى الكروموسومات الحلقية و والى هذا الوقت فان الأدلة المستمدة من دراسات الدروسوفلا تشير الى أن هذا النوع من العبور لا يحدث و

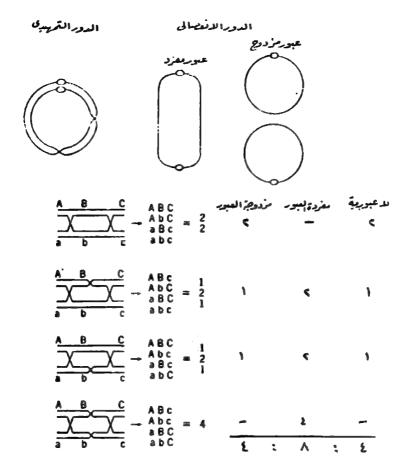
وبالرغم من وجود بيانات الهسافية معصمة مسممته من دراسسة الكروموسومات الحلقية في الدروسوفلا (مورجان ١٩٣٣) ومن دراسة الموقع عودى B (سترتفانت ١٩٢٥ ، ١٩٢٨) ، فإن الدليل الذي كثيرا ما يذكر لمارضة النظرية الفرضية بامكان حدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة هو المستمد من معدلات التماثل الأليل الذي ينتج من الاناث ذات كروموسومي X الملتحمين (بيدل وامرسون ١٩٣٥) • وعلى أساس التوزيع العشوائي للعبور بين الكروماتيدات الأربع التي توجد في كروموسومي X الملتحمين . هناك سنة توافيق مختلفة ممكنة لحدوث العبور في أي اثنين منها , كماأنه لايمكن أن يتعدى معدل التماثل الاليلي ١٦٦٧٪ • أما اذا كان العبور يحدث فقط بين الكروماتيدات غر الشقيقة فان معدل التماثل يمكن أن يصل الى ٣٥٪ في حالة حدوث تبادل واحد ، والى ٥ر١٢٪ في حالة حدوث تبادلين ، والى ٧٥ر١٨٪ في حالة حدوث ثلاثة تبادلات (ساكس ١٩٣٢ ب) • وقد فسرت الحقيقة بأنه يمكن أن يزيد التماثل عن ١٦٦٧ ٪ (شكل ٤ ــ ١٧) على أنها تثبت عدم حدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة أو ندرته (بيدل وأمرسون ١٩٣٥) • وكما أشار شوارتز (١٩٥٣ أ ، ب) فان هذا الدليل لا يكون صحيحا الا تحت ظروف معينة • وانه على ضوء بيانات مستمدة من دراسة على كروموسومات حلقية في الذرة يبدو أن من اللازم تنقيع آرائنا الخاصة بحدوث العبور بين الكروماتيدات الشقيقة • وبالإضافة الى ذلك اقتسرح شوارتز (١٩٥٤) أنه يمكن تفسير العبور الميتوزي في آنات الدروسوفلا ذات كروموسومي X الملتحمين على أساس حدوث عبور بين كروماتيدات شقيقة الى جانب عبور بين كروماتيدات غير شقيقة • غير أن براون وولشونز

(۱۹۰۵) لم يتمكنا من تأكيد بيانات شوارتز وعلى ذلك تبقى النظرية الفرضية موضع شك •

وفي الدروسوفلا لم يظهر عبور بين الكروماتيدات الشقيقة عند دراسة حالة خليطة لكروموسوم X حلقي مع آخر عصوى (مورجان ١٩٣٣) حيث انه لو حدث عبور بين الكروماتيدات الشقيقة للكروموسوم الحلقي لنتجت حلقات ثنائية السنترومير ومتضاعفة الحجم تستبعد أثناه عملية تكوين البيضات كما يحدث تماما لجسر الانقلاب (شكل ٨ - ٢) • ويجب أن يؤدى هذا الى نقص عدد الكروموسومات الحلقية اللاعبورية التي نحصل عليها في النسل • ولكن حيث ان مورجان قد وجد أن تكرار الكروموسومات الحلقية اللاعبورية فهذا • الحلقية اللاعبورية معادل لتكرار الكروموسومات العصوية اللاعبورية فهذا • يؤدى الى الاستخلاص بأن مثل هذا العبور لم يحدث •

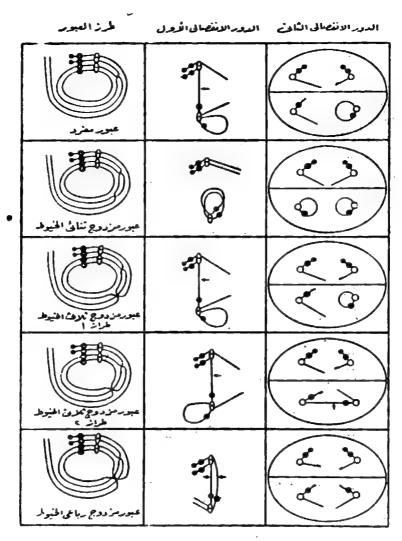
والدراسات المستفيضة التي أجرتها ماكلنتوك (1971 أ , 1981 أ , المورسومات الحلقية في الذرة وكذلك بيانات برافر وبلونت (1900) عن كروموسومات X الحلقية في الدروسوفلا تدل على حدوث الحلقات الثنائية السنترومير والمتضاعفة الحجم في الحلايا الجسمية على الأقل ، وهناك الاحتمال في أنها قد نشأت من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة وغير أنه من الواضع أنها يمكن أن تنشأ أيضا من انقسام أو تكاثر كروموسوم حلقي به التواء في الحيط الأصلى وعلى هذا النحو يمكن أن ينظر الى الكروموسوم كحلقة موابيوس التي يتصل فيها الوجه الداخل بالوجلة الخيط والخيط والخيط والخيط والخيط والخيط والخيط والخيط والخياء

على أن شوارتز (١٩٥٣) قدم ما يبدو أنه دليل معقول على أن العبور بين الخيوط الشقيقة يحدث فعلا في الخلايا الميوزية في الذرة وذلك في نبات يحتوى على كروموسوم حلقى (مستمد من الكروموسوم السادس بكامل طوله تقريبا) في حالة خليطه مع نظيره الكروموسوم العصوى • فعند حدوث عبور مفرد بين الحيوط غير الشقيقة في الوحدة المكونة من الكروموسوم الحلقى ونظيره العصوى يتكون في الطور الانفصالي الأول جسر كروماتيني غير مصحوب بكسرة • وعند حدوث تبادلين في هذه الوحدة فان التشكيلات التي تظهر في الدورين الانفصالين الأول والثاني تتوقف على اذا ما كان العبور المزوج من الطراز الثنائي أو الثلاثي أو الرباعي للخيوط المشتركة في العبور



شكل A _ Y : نتائج وقوع أعداد فردية واعداد زوجية من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة في كروموسوم حلقي (أعلى) ، والملاقة بين الكروماتيدات اللاعبورية الى العبورية عندما يصحب وقوع الإعداد الفردية والإعداد الزوجية من العبور بين الكروماتيدات الشقيقة وقوع عبور مزدوج ثنائي الحيوط (أسفل) • قارن نسب الكروماتيدات اللاعبورية الى المفردة العبور الى المفردة العبور الى المفرد ألى المفردة العبور الى المفرد ألى المفردة العبور الى الكروماتيدات اللاعبورية الى المفردة العبور الى المفرد ألى المفر

فى التبادلين (شكل ٨ ـ ٣) ° وعلى فرض عدم وجود تداخل كروماتيدى لحدوث العبور , وأن طرز العبور المزدوج تحدث بمعدلات متساوية , فأن معدلات الجسور الكروماتينية التى تتكون فى كل من الدورين الانفصاليين الأول والشانى تهيىء مفتاحا لمغاليق الأحداث التى وقعت وقت حدوث العبور °



شكل ٨ ــ ٣ : تشكيلات الدور الانفصالي التي تنتج من عبور بين كروموسوم حلقي ونظيره المحسوى (كروموسوم ٦ في الذرة) • تشير الأسهم الى مواضع انفصام الجسور في الدور الانفصالي بينما تدل النهايات المتعرجة على مواضع الانفصالي بينما قدل الجسر •

وهكذا ، يجب أن تحصل من الطرز الأربعة للعبور المزدوج على معدل من الجسور الفردية في الدور الانفصالي الشاني (من الطراز الثاني لشلائي الحيوط) مساويا للعدل الجسور المزدوجة في الدور الانفصالي الأول (من العبور المزدوج رباعي الحيوط) • وتدل البيانات الواردة في جدول ٨ ـ ٧٠

على أن هذه المساواة غير موجودة حيث ان الفرق كان في مصلحة الجسور المفردة في الدور الانفصالي الثانى اذ كانت تقريباً ثلاثة أمثال الطراز الآخر وبالاضافة الى ذلك فان ٥٩٪ من خلايا الدور الانفصالي الأول أعطت جسورا مفردة وحده تنشأ من العبور المفرد ومن كلا طرازى العبور المزدوج الثلاثي الحيوط فاذا كانت الطرز الأربعة للعبور المزدوج تتكون بمعدلات متساوية أي اذا لم يكن هناك تداخل كروماتيدي ، فان معدل الجسور المفردة في الدور الانفصالي الأول والتي تنشأ من طرز العبور المزدوج ثلاثي الحيوط يجب أن يكون ضعف معدل الجسور المزدوجة في الدور الانفصالي الأول والتي تنشأ من طرز العبور المزدوج أو ٢٦٪ (١٣٪ × ٢) ، وهذا يترك ٣٣٪ من الجسور المفردة في الدور المفردة في الدور المفردة وي الدور المفردة ولمنا للمبور المفردة ولمنا المبور المفردة ولمبار المفردة ولمبار المبور المفردة ولمبار المبور المفردة ولمبار المبور المفردة ولمبار المبور المبار المبار المبار المبار المبار المبار والمبار المبار المبار

جنول ۸ – ۷ التشكيلات التي شوهنت في دور الانفصسال الميسوزي في سلالة من الفرة خليطة لكروموسوم حلقي ونظيره العصوي ٠

ی	مالى الثان	ور الانفص	الد		الأول	الانفصالي	الدور	
المجموع		جسور مزدوجة		المجموع		جسور مزدوجة		
٤٧٥	777	٤٧	177	74.	171	۸١	774	عدد الحلايا
1	. 00	١.	40	١	44	14	٥٩	النسبةالمثوية

(شوارتز ۱۹۳۵ آ)

وعلى أساس أن العبور بين الحيوط الشقيقة كثير الحدوث وأن التبادل المفرد بين الخيوط غير الشقيقة المصحوب بعدد فردى من التبسادلات بين الخيوط الشقيقة يعطى أيضا جسورا مفردة في الدور الانفصالي الثاني بينما لا يمكن اكتشاف المصحوب منها بعدد زوجى منهذه التبادلات ، قدر شوارتن حسابيا أن نصف هذه الخلايا (٥ر١٦٪) يعطى جسورا مفردة في الدور الانفصالي الثاني وباضافة هذه الى النسبة ١٣٪ الناتجة من الطراز الثاني للعبور

المزدوج ثلاثى الحيوط تبلغ النسبة ٥٠ ٢٩٪ وهى لا تختلف كثيرا عن النسبة ٥٥٪ المشاهدة • والعبور بين الحيوط الشقيقة المصحوب بعبور مزدوج بين خيوط غير شقيقة لا يؤثر فى معدلات الجسور فى الدورين الانفصاليين الأول أو الثانى (شكل ٨ ـ ٢) وعلى ذلك يمكن اغفالها •

والسؤال الذي مازال باقيا في حاجة الى الاجابة هو: هل مثل هذا العبور يحدث بين الخيوط الشقيقة للكروموسومات العصوية العادية أو هل هو خاص بالكروموسومات الحلقية في الذرة وكروموسومات الملتحمة في الدروسوفلا ؟ فاذا كان الأمر كذلك فلربما توفر ظروف سلوك الكروموسومات الحلقية حلا لميكانزم العبور وهذا موضوع سنبحثه فيما بعد في هذا الباب ،

العوامل التي تؤثر في العبور

عرف مبكرا أن العبور ظاهرة عرضة للتغير تتأثر بعدد من العوامل البيئية ، فيجب اذا أن توضع الحرائط الوراثية على أساس ما يحدث من العبور تحت ظروف محددة معينة • ولا يتسنى ذلك الا مع كائنات يمكن تربيتها الى البلوغ تحت ظروف معملية محكومة • والدروسوفلا الى اليوم ، هى الكائن الوحيد الذى تسنى أن يقدم مثل هذه المعلومات الدقيقة • فقدحسبت المسافات الخريطية فى الدروسوفلا ميلانوجاستر من بيانات جمعت منأفراد ربيت على درجة حرارة ٢٥٥ م • وهذا ممكن أيضا مع عفن الخبز ، النيوروسبورا غير أن البيانات التى جمعت منها لم تبلغ بعد درجة الاستفاضة والشمول التى وصلت اليها فى الدروسوفلا •

وكانت العوامل الخارجية والداخلية التى تحكم درجة العبور محسل دراسات كثيرة • ويجب حتما أن تكون جميع النتائج التى أحرزت محسلا للاعتبار حين وضع أية نظرية فرضية لتفسير ميكانزم العبور •

تاليع الجنس

من المعروف جيدا ، أنه باستثناه بعض الظروف التجريبية غير العادية

أن العبور لا يحدث في ذكور الدروسوفلا ميلانوجاستر (هويتنجهيل ١٩٣٧ ، ونفس الأمر صحيح مع أنثى دودة الحرير ، بومبيكس موراى • أما في الكائنات التي يحدث فيها العبور بانتظام في كلا الجنسين ، فان نسبة الاتحادات الجديدة بين اى جينين قد تكون واحدة في الجنسين (أو في المتك والمبايض) كما في البسلة أو أعلى في الاناث منها في الذكور كما في الفار والجرز (د ن ١٩٢٠ ، كاسل ١٩٣٥) • أو أعلى في الذكور منها في الاناث كما في الحمام (هولاندر ١٩٣٨) • وقد أشار هالدين (١٩٣٢) الى أنه حيثما تظهر فروق بين الجنسين في الارتباط ، فان الجنس المختلف الجاميطات يكون هو الجنس الذي يقل فيه معدل العبور أو يغيب كلية • ويؤيد هذا البيانات المروفة في الحيوانات التي أمكن مصرفة النظام الكروموسومي للجنس بها •

وللبيانات المستمدة من دراسات الارتباط في الكروموسوم الخامس في النرة أهمية خاصة • ويرجع ذلك الى طبيعة النبات الخنثية (الأحادية المسكن) (رودز ١٩٤١ ب) ومع أن البيانات (جدول ٨ ـ ٨) أخذت من الزهور المذكرة (الطلعية) والزهور المؤنثة (المتاعية) لنفس النبات ، فانه يجب أن ندرك أن الظروف البيئية عند حدوث العبور ليست محكومة حيث ان الانقسام الميوزي لا يحدث في نفس الوقت • والتركيب الجيني والمواقع الخريطية للكروموسوم الخامس هي كالآتي :

a 2	bm	bt	pr
صفر	7	٨	77

مع وجود السنترومير بالقرب من bm وبينه وبين ومن الحلايا الأمية الواضح أن العبور في جميع المناطق التي درست كان أعلى من الحلايا الأمية البوغية المذكرة (الصغيرة) عنه في المؤنثة (الكبيرة) ومناك أيضا ما يشير بقوة الى أن المناطق المجاورة للسنترومير تعرض نسبة مثوية أكبر لارتفاع العبور وقد يعزى ذلك الى الطبيعة البكنوزية للمنطقة السنتروميرية في الكروموسوم الخامس حيث أن عددا من الدراسات قد وفرت بيانات تشير الى أن العبور في المناطق الهتروكروماتينية أو بالقرب منها يتأثر بالتغيرات البيئية بدرجة أكبر منه في المناطق البوكروماتينية و

جدول ۸ – ۸

ملخص بيانات العبور في الكروموسوم الخامس في اللزة ، تقع السنترومير بين الجينين bt و bt (رودز ١٩٤١ ب) •

	ية للعبور	النسبة المثو		الجنس
bm-pr	a ₂ -bm	bt-pr	a,-bt	(الحلايا الأمية البوغية)
۸۲۳۸	٦ر٥١	٤ر٣٥	٥ر١٦	 المذكرة (الصنغيرة)
3ر37	١ر٩	۳۰۶۳	٧ر٩	المؤنثة (الكبيرة)

ولا يعرف على وجه التأكيد المدى الذى قد تصل اليه فروق الارتباط بين الخلايا الجنسية (البوغية) فى الذرة ، فى الكروموسومات الأحسرى و بلا تظهر فروق (جنسية) (بوغية) فى المنطقة Su-Tu فى الكروموسوم الرابع والمنطقة Lg-B فى الكروموسوم الثانى وثلاث مناطق فى الكروموسوم الثانى وثلاث مناطق فى الكروموسوم العاشر فى حين تباينت التقارير عن المنطقة C-Sh فى الكروموسوم التاسع فكان معدل الاتحادات الجديدة فى الخلايا الأنثوية الأمية (للأبواغ الحبيرة) بعقارنتها مع الذكرية الأمية (للأبواغ الصغيرة) أعلى أو أقل أو متطابقة (رودز ١٩٤١ ب) ومعذلك فليس أى من هذه المناطق قريبا بشكل واضع من السنترومير و وبما أن العمليات الميوزية وبالتالى المبور لا يجريان فى وقت واحد فى متك ومبايض نباتات المنوزية وبالتالى المبور لا يجريان فى وقت واحد فى متك ومبايض نباتات المنوزة حيث ان عملية تكوين الأبواغ الصغيرة تسبق عملية تكوين الأبواغ الكبيرة – فلا يمكن القطع تماما اذا ما كانت فروق الارتباط التى أبلغت تعزى الى عوامل داخلية أم خارجية و

تالير العمر

أوضع بردجز مبكرا (١٩١٥) أن معمدل العبور في الدروسوفلا ميلانوجاستر يختلف بشكل واضع مع اختلاف عمر الأنثى • فقسد جمع البيض طوال مدد ثلاث ، كل منها عشرة أيام ، وكانت المنطقة التي اختبرت هي

المنطقة p-pr من الكروموسوم الثانى و ويقع هذان الجينان طبقا لخريطة بردجز الوراثية على بعد ست وحدات خريطية من بعضهما وقد كشفت بيانات الاتحادات الجديدة لفترة الايام العشرة الأولى معدلا للعبور يبلغ ٩٠٥٪ والذى انخفض خلال فترة الأيام العشرة الثانية الى ١٨٨٪ والذى ارتفع ثانية الى ١٨٨٪ خلال فترة الأيام العشرة الثالثة وبذلك يكون تكوين الاتحادات الجديدة قد بدأ بعدل عال تبعه انخفاض واضح ثم وجد ارتفاع عال آخر عقب ذلك ٠

ومما تجدر ملاحظته أن المنطقة الوراثية التي اختبرت تقع بالقرب من السنترومير الذي يحتل موقعه في وسط الكروموسوم الثاني • وقد أمكن في الكروموسومات الرئيسية الثلاثة في الدروسوفلا (بردجــز ١٩١٥ ، ١٩٢٧ ، بلاو ١٩٢٧ ، بلاو ١٩٢٧ ، سترن ١٩٢٦ ، بيرجنر ١٩٢٨) بيان أن هذه المنطقة حساسة بوجه خاص لتأثيرات العمر • كما كان لدراسة بردجـــز (١٩٢٧) للكروموسوم الثالث أحميـة خاصـة حيث استخدم فيها الكروموسوم جميعه بعد وسمه على مدى طوله بطريقة مناسبة وبذلك تمكن من تحليل العبور المتعدد وكذلك النسب المثوية الكلية للاتحادات الجديدة •

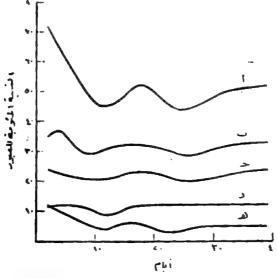
وقد رسم الكروموسوم المستعمل على النحو التالى:

ru	h	D	st	$\mathbf{p}^{\mathbf{p}}$	SS	e•
صفر	٥ر٢٦	٤١٦٠	٤٤٠٠	۰ر۶۸	٥٨٨٥	۷۰۷

ويمتد جزء كبير من النراع اليسرى للكروموسوم الثالث فيما يعد في المحمد (فحمى) في حين يقع P (خشيشن العيون) في الطرف البعيد للنراع اليمني ويحتل السنترومير موضعه بين St (أحمر قرمزى) وبين P (خوخى) والشكل ٨ – ٤ يعطى النسب المئوية للاتحادات الجديدة لمناطق عبور معينة و بعد حساب القيم الكلية للاتحادات الجديدة تبين وجود زمنين يصل فيهما العبور الى الحد الأدنى ، الأول منهما بعد حوالى ١١ يوما تقريبا والثاني بعد ٢٥ يوما ويمكن استيعاب وتقدير التباين في قيمة العبور داخل المناطق الكروموسومية المختلفة اذا ما اختزلنا البيانات في صورة نسب مئوية للتناقص وأيضا عند حسابها في صورة فرق مئوى بين القيمة الاولى المرتفعة وبين الحد الأدنى الأول (جدول ٨ – ٩) و

وتحتوى المنطقة st-p.P السنترومير ويظهر بها أعلى تأثــــير

للعمر وتقع كل من المنطقتين الله الله الله الله الله المنطقتين السنترومير وبالقرب منها وبالمقارنة تظهران تناقصا كبيرا ، بينما تظهر المنطقتان وبالقرب منها وبالمقارنة تظهران تناقصا كبيرا ، بينما تظهر المنطقة التي بعرى وواضع أن أثر العمر هو الاقلال بصفة عامة من السهولة التي يجرى بها العبور ، فهل هو يؤثر أيضا على التوزيع المؤضعي للعبور أو على المسافات بين مواقع العبور المتتابعة (طول السلامية) ؟ وقد أوضع بردجز أن طول السلامية يختلف الى درجة كبيرة ، فمثلا في المنطقة العالم الله المرتفعة كان المركم من ١٨٧ عبورا حدثت متوافقة مع عبورات أخرى (مزدوجة) أما الباقي فكانت عبورات مفردة ، وفي الفترة الدنيا الأولى كان ١٢٪ فقط من ١٨٨ عبورا متوافقة أيضا ، ولهذا يتضع أن متوسط البعد الخريطي بين العبورات المزدوجة أكبر كثيرا عند الفترة الدنيا الأولى منه عند الفترة الابتدائية المرتفعة ،



شكل A _ 3 معدل المبور في الكروموسوم الثالث في الدروسوفلا ميلانوجاستر كدالة لمر الانثى · (أ) المدل الكل للعبور · (ب) المدل في المنطقة (ج) في المنطقة (ج) في المنطقة (Fu-D و Sr-es وهما في اللراعين P - Sr وهما في اللراعين المدل في كل من المنطقة بين المدل و المدل في كل من المنطقة (P - SS وهما في المنطقة Sr - es وهما في المنطقة المدل والمدل على المنطقة المدل المد

الشكل العام للمتحنيات متشابه فيما عدا أن الانخفاض في معدل العبور في (ب) حدث عند اليوم . التاسم بدلا من حدوثه عند اليوم الحادي عشر .

جلول ٨ ــ ٩ تباين العبور في الكروموسوم الثالث في اللروسوفلا ميلانوجاسـتر مع تقلم العمر ٠

(بردجيز ١٩٢٧)

النسبة المئوية	نسب مئوية للعبـــور	المنطق
للنقص	الفترة الابتدائية العليا _ الفترة الدنيا الاولى	المنطف
91	٦ره – •ر· = ١ره	st - P
79	3c7/ - 7c3 = 7cP	P - ss
٦٥	$V_{c}I - F_{c} \cdot = I_{c}I$	D-st
٣٦	٧ر٧١ - ٧ر٥٤ = ٠ر٢٦	المجمسوع
4.5	٧ر١٢ - ٤ر٨ = ٣ر٤	h - D
٣١	$\Lambda_{C}YI - \Lambda_{C}\Lambda = 0$	ss - eª
14	۱ر۳۳ - ۸ر۲۹ = ۳ر۲	ru - D
14	$\Gamma(07 - 7(17 = 3)$	ru - h

تأثير الحرارة

بين بلاو (۱۹۱۷) وسترن (۱۹۲٦) أن الحرارة شأنها في ذلك شأن زيادة العمر ، تؤثر الى درجة كبيرة على معدل العبور ، ويكون التأثير على أشده في المنطقة المجاورة للسنترومير ، وقد استخدم بلاو في تجاربه الكروموسوم الثاني الموسوم كالآتي :

b	pr	c	
٥ر٨٤	٥٤٥	ەرە۷	

وتقع السنترومير بالقرب جدا من pr والى اليمين وقد أعطت الحشرات التى ربيت على سلسلة من درجات الحرارة البيانات المدرجة في جدول ٨ ـ ١٠

جنول ۸ - ۱۰ اختلاف العبور في الدروسوفلا ميلانوجاستر (الكروموسوم الثاني) تبعا لدرجـة الحـرارة (بلاو ۱۹۱۷)

ية للعبور	النسب المثو	at a lt - (a	درجات الحرارة	
pr-c	b-pr	عدد الحشرات	(مئوية)	
۸ره۲	٦ر١٣	990	9	
۲۷۷۲	٥ر١٧	7477	14	
٠ر٢٣	۲د۸	***	٥ر١٧	
7ر ۱۹	۰ر٦	10	77	
٥ر٢٢	٧د٨	2779	79	
۷ر۲۲	۲د۱۸	405A	٣١	
٥ز٢٦	٤ر٥١	FV73	77	

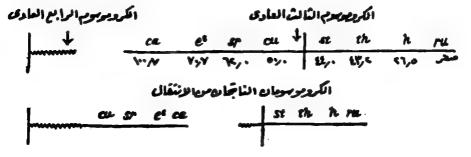
 التأثير لا يظهر فى النسل الا بعد أن يتم وضع ٢٥٠ بيضة تقريبا • وهكذا أمكن وراثيا بتجزئة أوقات التعويض للحرارة ودفعات البيض المتعاقبة أن يشار الى الفترة المبكرة من عملية تكوين البيضات على أنها الوقت الذى يحدث فيه العبور • وقد تم منذ ذلك الحين بالطبع تحقيق ذلك سيتولوجيا بكل جلاء •

ومما يدعو الى العجب أن بلاو لم يستطع أن يحصل على أثر للحرارة على العبور في الكروموسوم X ولم يكن يعرف وقتذاك تأثير السنترومير على العبور وكان أقرب جين الى السنترومير أستخدمه بلاو هو دمتفرع الأشواك، V وموقعه V00 الذي يبعد حوالى عشر وحدات تقريبا عن السنترومير ولم يكن من المستطاع تبين أثر ملحوظ للحرارة حيث ان هذا التأثير يعيل الى التناقص كلما زاد بعد الجينات التي تدخل في الدراسة عن السنترومير ولكن تمكن سترن بعد ذلك (1977) من بيان أن الكروموسوم X يسلك كالكروموسوم الثاني في تأثره بالعمر والحرارة و غير أن التأثير كان في المنطقة عودي — قصر الأشواك (V1) التي تلى السنترومير مباشرة و

تاثير السنترومير

تشير الدراسات التي بحثناها آنفا الى السنترومير كمنطقة شديدة التباين فيما يتعلق بالعبور و فهل هذا بسبب أن السنترومير يحكم العبور وأن هذه السيطرة حساسة للعمر والحرارة ؟ أو أن هذا التباين يتصل بالأجزاء الهتروكروماتينية الكبيرة نوعا المجاورة للسنترومير والتي توجد في جميع الكروموسومات الرئيسية في الدروسوفلا ؟ •

ويستدل على تأثير السنترومير على العبور من تجارب الدروسوفلا التى أجراها بيدل (١٩٣٢) وجروبارد (١٩٣٢) • وقد استخدم الأول انتقالا متبادلا يشمل الكروموسومين الثالث والرابع حصل عليه بعد ذلك



فى الحالة المتماثلة · وكانت التغيرات التى حدثت كما يلى وقد مشـــل السنترومير بخط رأسى والى مواضع حدوث التبادل بأسهم :

ونتيجة للانتقال بقيت الجينات من ru الى st دون تغير في مواضعها بالنسبة الى سنترومير الكروموسوم الثالث , بينما انتقلت باقى الجينات وبالاخص cu الى مكان قريب من سنترومير الكروموسوم الرابع ويتبين تأثير هذا الوضع الجديد على العبور من التخطيط التالى والمبين به النسب المئوية للعبور بين الجينات :

و 'sr-e' بدرجة ملحوظة · أما المنطقة ca ومن الجلى أن القرب الطرفى للنداع فانها قلد أظهرت تغيرا طفيفا · ومن الجلى أن القرب من انسنترومير يغير من معدل العبور كما أنه من الواضع أن تجمع الجينات على الخرائط الوراثية الممثلة للكروموسومات X والثاني والثالث لا يعنى أن هذه الجينات أقرب فعلا (ماديا) بعضها من بعض , بل بكل بساطة أن العبور منخفض في هذه الأمكنة · وقد آكد جروبارد (١٩٣٢ ، ١٩٣٤) نتائج بيدل عن طريق الاستعانة بانقلاب حتى أصبح من الواضح تماما أن مواضع الجينات وليست الجينات ذاتها هي التي تحدد معدل العبور ·

تأثير الهتروكروماتين

حاول ماذر (۱۹۳۹) أن يقرر اذا ما كان تباين العبور في المواضع القريبة من السنترومير تحكمه , بأي وجه من الوجوم ، كتل الهتروكروماتين

الكبيرة نوعا والمعروف أنها توجد في المناطق السنتروميرية لكل الكروموسومات الرئيسية في الدروسوفلا • وقد أجريت التجربة على أحد كروموسومات X ، وقد أدمج فيه في وضع وسطى منه قطعة من الهتروكروماتين • وقد دلت البيانات الناتجة ، رغم أنها غير قاطعة ، على أن الهتروكروماتين أشد من اليوكروماتين في علم الثبات في استجابته للتغيرات البيئية • على أنه يجب ملاحظة أن جميع المناطق الأخرى التي أظهرت أختلافا في التجاوب للعمر والحرارة تقع بكل وضوح في مناطق يوكروماتينية ولو أنها على حدود الهتروكروماتين وذلك باستثناه الجين bb في الكروموسوم X الذي يقم داخل الهتروكروماتين •

تاثير الكروموسومات فيما بينها

باستثناء النظرية التي اقترحها بللنج فان جميع النظريات الحاضرة مبنية على اعتبارات ميكانيكية • وكلها تتضمن أن العبور في زوج من الكروموسومات مستقل عن العبور الذي يحدث في نفس الوقت فيما بين الكروموسومات النظيرة الأخرى • غير أن سترتفانت قد أشار من وقت مبكر (١٩١٩) إلى أن الأمر ليس كذلك ، فالتناقص في العبور بين نظيري زوج من الكروموسومات , بسبب وجود انقلاب خليط , يرفع معدل العبور في الأزواج الأخرى من الكروموسومات غير المتصلة به والتي في نفس الخلية • ولهذا فالأمر يبدو كما لو كانت هناك كمية معينة من الطاقة الكامنة تتوافر للعبور في كل خلية ميوزية ٠ فاذا لم يستعمل زوج من الكروموسومات النظيرة النصيب الكامل المخصص له منها ، أمكن للأزواج الأخرى السحب من الاحتياطي لتزيد من معدل العبور لها ٠ وقد وضع شولتز وردفيلد (انظر مورجان وبردجز وشولتز ۱۹۳۲ ، ۱۹۳۳) وجلاس (۱۹۳۳) ، الأولون مستقلون في عملهم عن الأخير ، العسلاقة العبورية التي بين الكروموسومات غير النظيرية على أساس كمي الى حد ما في الدروسوفلا ميلانوجاستر • كما بين ماك نايت (١٩٣٧) أن تأثيرا مماثلا يوجد أيضا في الدروسوفلا سودو أبسكيورا ، بيد أنه لا يوجد ما يؤيد ذلك في الكائنات الأخرى •

وسوف تستخدم هنا بيانات شولتز وردفيلد لتوضيح هذه الظاهرة فقد درسا العبور في الكروموسوم الثاني في نفس الوقت الذي كان فيه العبور منخفضا في الكروموسومات التالية : (١) في الكروموسوم

بسبب الانقلاب CIB (۲) في الكروموسوم الثابت بسبب الانقلاب المعروف و باسم « باين » • (۳) في كل من الكروموسوم X والكروموسوم الثالث بسبب وجبود الانقلابين CIB وباين في نفس الوقت • ومدرج بالجيدول م ـ ۱۱ النتائج التي حصلا عليها •

ويلاحظ أن الانقلاب CIB كان في فاعليته أشد نوعا ما من الانقلاب

جنول ۸ - ۱۱ العبور في الكروموسوم الثاني للدروسوفلا ميلانوجاستر بعد تفيره بسبب وجدد الانقلابين CIB وباين (شولتز وردفيلد عن مورجان وبردجز وشولتز (۱۹۳۳)

مجموع معدلات العبور	المناطق التي اختبرت (النسب المثوية للعبور) px-sp c-px pr-c b-pr ap-b al-ap					عدد		
	px - sp	c - px	pr-c	b-pr	ap - b	al - ap	الذباب	السلالات
۲د۸۰	٥ر٣	۰ر۲۰	۲ر۱٦	٥ر٣	۷۷۷	۳۰۱	3 P A 7	المقارنة
۸۰۱۰۸	٩ر٥	٥ر٢٣	۷ر۲۱	۳ر ۹	٠ر٢٩	٤ر١٢	7	C1B
۹۹۹۹	۰ر۲	٣ر٥٥	۹ر۱۸	۸ره	۷ر۲۹	۲ر۱۶	7019	Payne
۲۲۷۷۱	۸۷۷	۹ر۲۹	۷ر۳۱	3071	۳۷۳	٥ر٨٨	1707(ClB+Payne

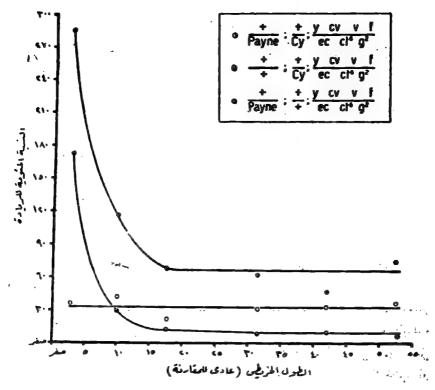
باین فی زیادة مجموع معدلات العبود فی الدکروموسوم الشانی ولکن دلك ناشی عن طریق الزیادة الکبیرة فی المنطقتین pr-c و b-pr و pr-c المجاورتین للسنترومی و کان التأثیر الناتج عن وجود الانقلابین مما فی المجاورتین للسنترومی و کان التأثیر الناتج عن وجود الانقلابین مما فی الحلیة فی نفس الوقت من النوع التراکمی و ومن الأهمیة أن نشیر الی أنه خلافا لتأثیرات العمر والحرارة فان التأثیرات فیما بین الکروموسومات قد ظهرت فی جمیع المواضع حتی فی النهایات البعیدة للأذرع فظهرت بالجینین علی و px و هما علی بعدی ۱۹۵۵ و ۵۲ و حدة خریطیة من السنترومیر علی التوالی و التو

وفى سلسلة من التجارب تلت ذلك وتبحث فى نفس الموضوع (شتاينبرج ١٩٣٦ ، ١٩٣٧) ، ظهر الى الوجود عدد من الحقائق الهامة ولكن دون تفسير •

فعند اختبار تأثيرات الانقلابات الاتوسومية على العبور في الكروموسوم X (شتأينبرج ١٩٣٦) أو تأثير انقلابات الكروموسوم X على العبور في الكروموسوم الثالث (شتاينبرج وفريزر ١٩٤٤) اتضع أن لكل انقلاب تأثيره النوعي الخاص به • ويوضع الشكل ٨ ـ ٥ هذه النقطة • فالانقلاب باين (بالكروموسوم الثالث)يرفع بطريقة متجانسة العبور في الكروموسوم X , بينما يضفى الانقلاب كرل في الكروموسوم الثاني تأثيرا صغيرا , يمكن قياسه ، على الجزء من الموقع CV (١٣٦٧) الى الموقع الجزء من الموقع (٥٦٦٧) وتأثيرا عالى القدر من الموقع cu عند الطرف البعيد . للكروموسوم · كما اختلفت انقلابات الكروموسوم X التي اختبسرت (عددها ۱۲) من حيث قدر تأثيرها على الكروموسوم الثالث • فلم يتيسر ادراك أي تأثير لأربعمنها ، وكان التأثير النوعي للانقلابات الثمانية الباقية المؤثرة على نحو لم يتيسر معه ايجاد أي تلازم بين قدر تأثير كل منها عسلى العبور في الكروموسوم الثالث وحجم الانقلاب أو موضع حدى الانقلاب أو مقدار العبور داخل منطقة الانقلاب • وحيث انه قد سبق بيان أنه ليس من الضرورى دائما أن ينخفض العبور داخل منطقة الانقلاب (سترتفانت وبيدل ١٩٣٦) ، فأنه لايبدو أن تخفيضا بسيطا في العبور في زوج واحد من الكروموسومات يمكن أن يفسر الزيادة في أزواج الكروموسومات الأخرى غير النظيرية •

وكانت زيادة العبور في الكروموسوم الثالث بوجه عام نتيجة زيادة في معدل العبور المتعدد الحيوط ولكن غير مصحوب بتغيير في قيم التداخل وقد أحدث انقلاب واحد ، وهو ٢٠٠٧ ، نقصا في التداخل وكان أكبر التأثيرات في جواد السنترومير ، مثل الذي وجده شولتز وردفيلد (١٩٥١) وربما أن الأمر ، كما تكهنا ، في أن يكون للهتروكروماتين تأثير في تعيين هذه التأثيرات حيث لم توجد زيادات عند الأطراف البعيدة و

وقد بین شتاینبرج (۱۹۳۷) ایضا آنه عند اختبار انقلاب من حیث تأثیره علی کروموسومین آخرین فانه لا یؤثر علیهما بالتساوی ویمکن



أ شكل ٨ ـ ٥ : تأثير الانقلابين بين وكيرلى على العبور في الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يمثل الاحداثي الأفقى المول الحريطي في الأفراد غير الحاملة للانقلاب ، عادي للمقارنة ، ويمثل الاحداثي الراسي النسبة المثوية للزيادة الناتجة من التوافيق الثلاثة للانقلابين والمبينة بالمربع ،

ادراك ذلك من البيانات التالية التي عبر فيها بكسور عشرية عن الزيادات التي طرأت على العبور في الكروموسومات الأخرى غير النظيرية •

المجموع	الكروموسوم الثالث	الكروموسوم الثانى	الكروموسوم X	_الإنقلاب
٤٨ر٠	۲۶ر۰	۸۳۰	a character	ClB
۲۷۰۰	٩٤ ر٠		٠٢٢٠	Curly
۸۸ر۰		ەەر•	٣٣٠٠	Payne.

غير أنه عند تحويل هذه البيانات الى نسب تسمع بالمقارنة المباشرة بينطول الكروموسوم (من الخلايا الجنسية) ومقدار التأثير فانه يتضع أن تأثير أى انقلاب على العبور في كروموسوم آخر غير نظير يتناسب تقريبا مع طول الكروموسوم المتأثر • فاذا اعتبرنا عرفياً ، طول الكروموسوم X مساويا الكروموسوم المتأثر • فاذا الكروموسومات الاخرى بالنسبة له ، فاننا نحصل على البيانات التالية :

الكروموسومات ، X : الثانى : الثالث الثالث الثالث

ولم يدرس على هذا النحو من التفصيل تأثيرات الأنواع الأخرى من التغيرات الكروموسومية على العبور , ولو أن الانتقال يحدث انحرافات مماثلة (شولتز وردفيلد ١٩٥١) • وكذلك لم تختبر على نفس النحو الانقلابات في حالة التماثل • ومن المكن أن تساعد الدراسة الأخيرة في اختبار النظرية الفرضية لشتاينبرج وفريزر (١٩٤٤) التي تتضمن أن التأثير على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرة هو نتيجة لتأثير الموضع ، حيث يجب ألا يختفي تأثير الموضع في حالة التماثل •

وليست حالات الانقلاب وحدها هي التي تؤثر على العبور ، فقد بين شولتز (أنظر مورجان وبردجز وشولتز ١٩٣٣) أن اضافة كروموسوم الله الله الله المدوسوفلا على العبور في المنطقة من الكروموسوم الثالث • وتمتد هذه المنطقة من الموقع ١٩٠٠ الى الموقع ١٩٠٥ وتشمل السنترومير •

ولقد بين بردجز (١٩١٦)في أناث XXX أن التوزيع العسسادي للكروموسومات في الانقسام الميوزي يتم بحيث تنتج بيضات X أو XX ويبدو أن كروموسومي X يتزاوجان ويتوزعان طبيعيا بينما يتوزع الكروموسوم Y عشوائيا · غير أنه يحدث أحيانا أن ينتج في النسل

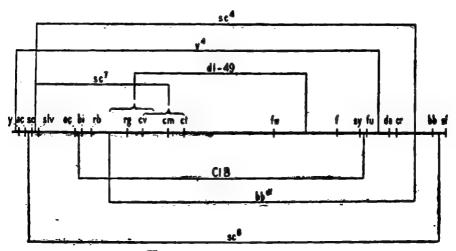
انات بالتركيب XXY تسلمت X و Y وقد بينت دراسة لهذه الانات التوزيع كان على النحو XX و X وقد بينت دراسة لهذه الانات الشباذة التى تظهر فى النسل ، أنه لم يحدث عبور بين الكروموسومين X الموجودين فى كل منها حيث ان علم الانفصال قد آدى الى شمول بيضة واحدة للكروموسومين X أما شقيقاتها العادية XXX من الأم XXX فكانت تعطى دائما بانتظام قيمة للاتحادات الجديدة بالمنطقة XXY و XXY وحدوث العبور بين الكروموسومين X وجد أن قيمة الاتحادات الجديدة كانت Y (۱۷ ميل وجود الكروموسومين Y وجد أن قيمة الاتحادات الجديدة كانت Y (۱۷ معدل العبور بين الكروموسومين Y وجد أن قيمة وقع معدل العبور Y غير أن معدل العبور بين الانات الشاذة فى النسل قفز الى Y وبمبارة أخرى , فان وجود الكروموسوم Y الى جانب غياب العبور بين الكروموسومين Y قسد رفع , بدرجة ملحوظة , معدل العبور فى كروموسوم غير نظير و ولايوجد حاليا تفسير ظاهر لهذا الارتفاع فى معدل العبور , غير أن الشبهة تحوم دائما حول الهتروكروماتين كلما كان الكروموسوم Y ذا شأن فى الموضوع و

ومع كل هذا فلايزال هناك احتمال قوى في أن التأثيرات على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرية ليست في الواقع زيادات في حه ذاتها ، ولكنها نتيجة استبعاد الكروموسومات المنخفضة العبور ، ويؤدى الاحتفاظ التفضيلي بالكروموسومات المرتفعة العبور الى زيادة ظاهرية فيه • غير أن السبب في حددًا يرجع الى الانتخاب وليس الى ارتفاع معدل العبور • وهذا ما تشير اليه بيانات كوبر وتسمرنج وكريفتشنكو (١٩٥٥) الذين بينوا أن زيادة الحالة الخليطة للأتوسيومات على حيثة انقالابات تشأت عنها زيادة في عدم انفصال وفقدان الكروموسومات X • وقد انعكست حالات الضياع هذه في زيادة عدد الميتات السائدة وعدد الذكور أبوية الكروموسوم X ، في حين أنه ينتظر في حالة ارتفاع معدل العبور أن تنخفض حالات ضياع الكروموسوم X · وتتلام الحقيقة المعروفة بأن حالات الانقلاب الاتوسومية لا تؤثر في قيم التداخل مع تظرية كوبر الفرضية (يبدو أن انقلاب ٧٠ حالة استثنائية (على أنه من غير المؤكد ، على أساس النتائج الأولية التي نشرت ، ما اذا كان في مقدور هذه النظرية أن تفسر كل التأثيرات على العبور فيما بين الكروموسومات غير النظيرية وعلى سبيل المثال نتائج النطقة P3 - H المذكورة عاليه •

تاثير التغيرات التركيبية الكروموسومية

عند وجود تنظيم داخلي جديد لأحد الكروموسومات في حالة خليطة ، فانه لا ينتظر أن يغير ذلك الترتيب الطولي للجينات في الكروموسوم الذي يحوى التنظيم فحسب ، بل أنه يغير أيضا معدل العبور بينه وبين نظيره الطبيعي وكثيرا ما أشير في مراجع المدروسوفلا الأولى الى كاپتاب العبور التي تخفض أو تستبعد طرز الاتحادات الجديدة التي يمكن الحصول عليها بين النسل وقد تبين في ١٩٣٣ ، بعد أن أصبحت دراسة الكروموسومات في الفدد اللعابية جزءا معترفا به من وسائل البحث الوراثي أن معظم هذه الكابتات هي حالات انقلاب ، فقد أمكن مثلا بيان أن كابت العبور C في سلالة موللر C B المشهورة حاليا ، ما هو الا انقلاب يشمل حسوالي الثلثين المتوسطين من الجزء اليوكروماتيني بين الموقع شوكي P وملتحم الثلثين المتوسطين من الجزء اليوكروماتيني بين الموقع شوكي P وملتحم الهدي وهي مسافة تقرب من ٥٤ وحدة خريطية و

وقد درس تأثیر حالات الانقلاب علی العبور آوفی دراسة فی الدروسوفلا میلانوجاستر (سترتفانت وبیدل ۱۹۳۱) • ویوضع الشکل $\Lambda = \Gamma$ حالات الانقلاب التی درست فی الکروموسوم X مع بیان حدود هذه الانقلابات بالنسبة الی المواقع الجینیة المجاورة • ومع وسم الکروموسومات بمواقع طافرة مناسبة ، فانه یمکن تتبع العبور داخل منطقة أی انقلاب معین وفی



شكل A=7 : تمثيل تخطيطي لانقلابات الكروموسوم \overline{X} في الدروسوفلا ميلانوجاستر التي استخدمها سترتيفانت وبيدل (۱۹۳۲) في دراستهما للعبور داخل الانقلابات \cdot

المنطقة التى الى يمينه والمنطقة التي الى يساره و وتبرز من علم المنزاسات حقائق نلخصها فيما يلى:

- ١ يظهر انخفاض في معدلات العبور في الاناث الأصيلة لحالات الانقلاب
 وهذا فيما عدا ما يتعلق بتغير مواضع الجينات من حيث الاقتراب
 من أو الابتعاد عن السنترومير •
- ٢ _ يندر الحصول (في الانات الحليطة للانقلاب) على نواتج العبور المفرد الذي يحدث داخل مناطق الانقلابات وهذا يرجع الى تفضيل في التوجيه وعدم انفصام الجسر الذي يتكون في الدور الانفصالي الأول للانقسام الميوزي وبذلك لا تدخل الكروماتيدات المنفصمة في نواة البيضة (شكل الميوزي وبذلك لا تدخل الكروماتيدات المنفصمة في نواة البيضة (شكل الميوزي) ٠

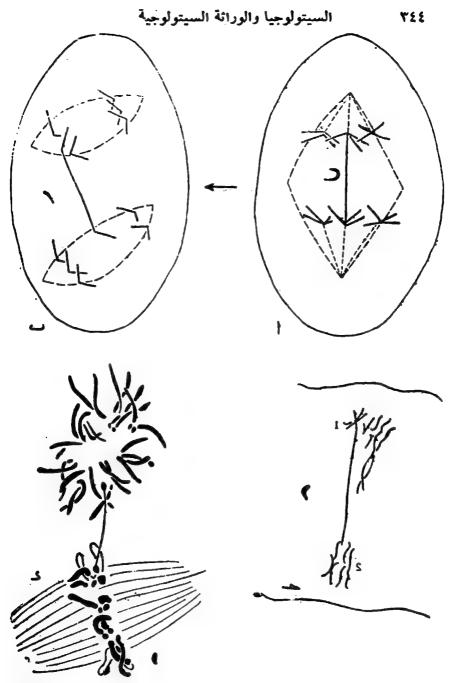
وهذه الأحداث التي أمكن التنبؤ بها وراثيا قد ثبتت صحتها سيتولوجيا في السيارا (كارسون ١٩٤٦) و ولا يمكن أن نحصل في النسل الاعلى الكروماتيدات اللاعبورية أو المزدوجة العبور الناتجة من حالاته المتسائية أو الثلاثية الخيوط ، ويمكن التعرف على هذه الكروماتيدات في الحالات التي يمكن فيها وسم الكروموسومات بطريقة مناسبة و على أنه اذا تكون جسر كروماتيدي أثناء الانقسام الثاني للعملية الميوزية ، فان نواة البيضسة قد تتسلم أو لا تتسلم كروموسوما منتقصا مما قد يؤدي الى حالة مميتة و ومثل هذا الحدث نادر الوقوع في حالة الكروموسوم . للا المادي فلا يؤدي الى نسبة ملحوظة من عدم حيوية البيض ولكن بين نوفيتسكي (١٩٥٢) أنه في حالة اكتساب الكروموسوم . لا ذراعا اضافية عن طريق انتقالقطمة من الكروموسوم لا اليه ، فان نواة البيضة تتسلم كروموسومات لا لها تغيرات تركيبية من الانقسام الاول أو الثاني وينتج عن ذلك معدل كبير من عدم الحيوية في البيض المخصب ه

٣ ـ يقل معدل العبور بشكل ملحوظ في المناطق المجاورة غير المنقلبة التي على يمين ويسار حدى الانقلاب • فمثلا ، تعطى الاناث الخليطة للائقلاب 49 طلاء الذي يقع في المنطقة الوسطى من الكروموسوم X معدلا مخفضاً للعبور في المنطقة المحصورة بين لا و ec فينخفض من ٥٥٥٪ تقريب الى ٥٦٥٪ أما الى اليمين من الانقلاب فان معدل العبور أعلى من ذلك بكثير • كما لا يظهر في الاناث الخليطة للانقلاب 5 - sc عبور بين ct (الموقع

ردع) والجينات الواقعة الى يسار الانقلاب وهـذا هو المتوقع حيث ان الحد الايسر للانقلاب يقع بالقرب من نهاية الكروموسوم ، وينخفض معدل العبور بين SR (الموقع VV) الى VV) و VV (الموقع VV) الى VV) الى VV (الموقع VV) ، غير أننا نحصل على المعدل العادى VV0 (الموقع VV0) ، غير كان المعدل VV1 (الموقع VV1) (الموقع VV1) ،

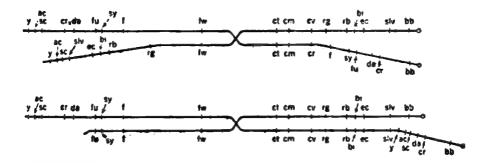
ومن ناحية أخرى فقد أوضح نوفيتسكى وبرافر (١٩٥٤) أن الدرجة التى ينخفض بها معدل العبور داخل أو خارج منطقة الانقلاب ترتبط بنوع الكروموسوم الذى هو موضع الدراسة • فقد كونا كروموسوم X مركب وسطى السنترومير وبنفس التتابع الجينى أى ان ذراعيه متناظرتان ولكن بنفس التتابع الجينى وليستا متعاكستى التتابع كماهى الحالفى كروموسومى بنفس التتابع الجينى وليستا متعاكستى التتابع كماهى الحالفى كروموسومى الانقلاب بحوالى الانقلاب بحوالى وقد انخفض معدل العبور داخل الانقلاب بحوالى وكرج الانقلاب كان قليلا • ويفرض نوفيتسكى وبرافر أن الفرق فى تداخل فى خارج الانقلاب كان قليلا • ويفرض نوفيتسكى وبرافر أن الفرق فى تداخل الانقلابات فى العبور يرتبط بالفروق فى التزاوج ، وأن خفض معدل العبور ليس نتيجة تكوين ثنية الانقلاب بقدر ما هو راجع الى الاضطراب والفشل الناتج عنه فى تزاوج الأجزاء اليوكروماتينية • وعند وجود هتروكرماتين ليبدا التزاوج ويسهل مجراء لا يلاحظ الا خفض ضئيل فى معدل العبور •

\$ - يقل معدل العبور داخل الأجزاء المنقلبة في تناسب عكسى مع طول الانقلاب ، أى أنه كلما قصر طول الانقلاب زاد النقص في معدل العبور وحيث أننا لا نستعيد في النسل من كروماتيدات العبور سوى المزدوجة له من النوع الثنائي أو الثلاثي الخيوط ، فانه يمكن أن يؤخذ معدل الحصول عليها كمقياس لمقدار العبور داخل الانقلاب و وتدل بيانات سترتيفانت وبيدل (١٩٣٦) على أن هذا المعدل مرتبط بطول الانقلاب في تلازم موجب و ومن ثم فلا يتحتم أن يعمل الانقلاب على تخفيض العبور داخل منطقة الانقلاب وهذه حقيقة هامة يجب وضعها موضع الاعتبار عند محاولة أى تفسير لما تحدثه الكروموسومات فيما بينها من تأثيرات على العبور ولكن يقتصد عدد الكروماتيدات العبورية التي تحصل عليها في النسل على عدد الكروماتيدات العبور الناتجة من الحالات الثنائية أو الثلاثية الخيوط و



شكل ٨ ــ ٧ : تتاثيج العبور داخل الانقلاب وتكوين الجسر الانفصالي في بيض العروسوفلا والسيارا • (أ) و (ب) تكوين الجسر في الدور الانفصالي الأول والثاني لتوضيح الطريقة التي يفشل بها الجسر في أن تشبله النواة العاملة • (ج) العور الاستوائي الثاني في بيض السيارا امبانز مبينا الجسر وهو معلق بين النواتين الخارجية (١) والداخلية (٢) (معاد رسبه من كارسون ١٩٤٦) • (د) الدور الاستوائي الثاني في الكيس الجنيني في نبات الليليوم تستاسيوم مبينا نفس الظاهرة •

والى جانب دراسة العبور فى انات خليطة لانقلابات معينة فانه من المكن أيضا دراسة الانات الخليطة لانقلابين ، واحد فى كل من الكروموسومين لا ويمكن أن يعطى هذا التنظيم منطقة وسطية مشتركة فى الاثنين فى حالة تداخل الانقلابين أو فى حالة شمول أحدهما للآخر تماما وتتمشل الحالة الاخيرة فى التوفيق 49-40 . حيث تقع منطقة الانقلاب 49-50 تماما داخل منطقة الانقلاب 4-50 وكما هو المتوقع لم يمكن الحصول على كروماتيدات عبورية على الرغم من احتمال حدوث بعض حالات العبور المفرد التى تنتج عنها اقتضابات وتكرارات كبيرة مما يؤدى الى حالات عديمة الحيوية (شكل ٨ - ٨) وللتوفيق الذى يشمل الانقسلابين فى نفس الشكل ، أهمية خاصة حيث ان العبور المفرد يعطى كروموسوما ناقصا للمناطق وهى حالة ألها القدرة على الحياة تعطى كروموسوما يشمل تكرارا لنفس المناطق وهى حالة لها القدرة على الحياة فى المذكر ، ولكنها تسمح أحيانا لبعض الاناث أن تعيش وكذلك فى كلا الجنسين ومن الواضع أن هذه وسيلة لزيادة عدد الجينسات فى كلا الجنسين ومن الواضع أن هذه وسيلة لزيادة عدد الجينسات



شكل A=A: التزاوج والمبور بين الانقلابين A=A, A=A (اعلى) وبين الانقلابين A=A A=A A=A A=A A=A A=A A=A A=A A=A (had) A=A or refer three three in the set of the se

وهذه التأثرات التي أتينا على ذكرها صحيحة للانقلابات في الدروسوفلا ولكن من الواضح أن هناك اختلافا أساسيا بين الموقف في هذا الجنس وبين الموقف في الذرة (روودز ودميسي ١٩٥٣) • ففي الذرة ، يمكن الحصول على كروماتيدات منفصمة من جسور الانقلاب في الكروموسوم الثالث في كلا الانقسامين، وتنتقل بانتظام الى نواة البيضة (أي إلى البوغ الكبير القاعدي) وقعاتكون لها القدرة على الحياة اذا لم تكن الكسرة العدينة السنسترومس (اللاسنتروميرية) ، الناتجة من العبور داخل منطقة الانقلاب ، كبيرة جدا فني الطول • وتماثل هذه الظروف الى حد ما الظروف التي وصب فت في المعروسوفلا في الحالة انتي يكون فيها الكروموسوم X ذا ذراعين ولينس بذراع واحدة (نوفيتسكي ١٩٥٢) • فالكروموسوم الثالث في الذرة , أساسيا ; متوسط الموضع للسنتزومير مدوينخفض معدل العبور داخل منطقه الانقلاب الى درجة كبرة ، فلا تتكون الاتحادات الوراثية الجديدة الا عن طريق العبور المزدوج القليل الحمدوث ، ولكن في نفس الوقت تسؤيد الاتحادات الجديدة الى درجة معنوية بين جين داخل المنطقة وآخر بينها وبين السنترومير بدلا من انخفاضها • ومن العسير فهم هذه الزياهة على ضوء أي من النظريات الفرضية الحالية الخاصة بالتزاوج أو بالعبور •

تتضمن الحقيقة أن الانتقبال يشسمل تبادلا عكسسيا للأجسزاء بين كروموسومات غير نظيرية توقع حدوث تغير في معدل العبور بسسبب الصعوبات التي تعترض التزاوج الكامل لجميع الأجزاء في الكروموسومات المستركة في الانتقال ويتبين أحيانا عند فحص العلاقات التزاوجية سيتولوجيا في الانتقالات ، أثناء الدور الضام في الذرة وفي كروموسومات الغدد اللعابية في الدروسوفلا ، عدم تزاوج بعض المتاطق المتناظرة و وهذا يدعو سلفا لافتراض حدوث خفض لمعدل العبور حيث ان تلاصق الأجزاء النظيسسرية ضرورة سابقة لوقوع العبور وقد درست هذه الظاهرة في بعض من التفصيل في الدروسوفلا ميلانوجاستر (دوبزانسكي ١٩٣١ ، ١٩٣٤) و

وباستخدام عدد من الانتقالات المتنوعة أمكن دوبزانسكى أن يبين أن أعظم انخفاض في معدل العبور يكون الى جوار نقط الانفصام وأن هذاالتأثير يتناقص كلما اختبرت أجزاء من الكروموسوم أكثر بعدا من نقط الانفصام وغير أن هذه البيانات تكشف أيضا عن أن الانتقال في احدى ذراعى الكروموسوم

الذي على شكل V لا يؤثر بتاتا أو يؤثر قليلا على معدل العبور في القراع الأخرى وهذا بالطبع هو المتوقع على أساس عدم وجود تداخل بين العبور الواقع على الجانب الآخسر منه والعبور الواقع على الجانب الآخسر منه على أنه ، من ناحية أخرى ، اذا كان الانفصام عند السنثرومير في كل من الكروموسومين فان معدل العبور ينخفض بشكل ملحوظ على مدى طسول الكروموسومين ولا سيما في منطقة السنترومير ويوفر جدول ٨ ـ ١٢ أمثلة نموذجيه لما يحدث من تغير في معدلات العبور ويشمل الانتقالان (أ) و (ب) أجزاء من الذراع اليسرى للكروموسوم الثالث بينما يشمل الانتقالان (ج) و (د) أجزاء من الذراع اليمني فقط و

جدول ۸ ـ ۱۲ الفروق بين المدلات العادية للعبور في الكروموسوم الثالث والمدلات الناتجة من انتقالات مختلفـــة (دوبزانسكي ۱۹۳۱)

1:1.	المنطقة	القيمة العادية				4.
داخل	ALL I	(المقارنة)	1	٠٠	ج	٥
	ru - h	۷۳۶۲	۲ر۱۷	۲۲۱۲	۹ر۲۲	۱ر۲۹
	h - D	۷ر۱۲	۴ ر۲	٩ره	٤ر٥١	۸ر۲
الذراع اليسرى	D - th	١٤	۴ر٠	۲ز٠	٥ر١	۱ز۲
	th - st	۸د ۰	۲ر ۰	۳ر۰ '	۹ر٠	۹ر٠
منطقة السنترومير	st - cu	۰د۸	٦٥٦	ار ٤	ەرغ	٩ره
	cu - sr	٤ره١	٦٦٦٦	۱۷۷۱	۷ر۳	۲۲۲۱
الذراغ اليمني	sr - l* · }	۳۲۰۱	۷۱۱۷	۱۰٫۰	٥٧٧	۹۰۸
<u> </u>	e* - ca.	۴۱٫۰	412.	417.	۹ز۸۲	۲۰٫۲

يمكن أن يوجد التكرار في أنواع مختلفة فقد تكون القطعة المكررة بنفس التتابع العادى ، كما هي الحال في تكرار « العين العدودية ، * وقد

يكون للكسرة المكررة سنتروميرها الخاص وهكذا تعمل ككسرة كروموسومية أو ككروموسوم اضافى • كما قد تتصل قطعة طرفية الى نفس الكروموسوم أو الى كروموسوم آخر • وكل من هذه الأنواع المختلفة من التكراراتيؤثر على العبور على نحو خاص به •

فقد أوضح روودز (۱۹۳۱) في الدروسوفلا أولا أن قطعية من الكروموسوم الثاني انتقلت الى الكروموسوم لا لتعمل كتكرار قد أحدثت نقصا في مقدار العبور في كروموسومي الزوج الثاني العاديين التي هي جزئية التناظر معهما • وقد درس دوبزانسكي (۱۹۳۶) هذه الظاهرة ببعض التفصيل مستخدما في ذلك تكرارات مختلفة الطول مشتقة من الطرف الأيسر للكروموسوم لا (شكل ٦ - ٦) • ومن هذه كانت التكرارات الايسر للكروموسوم المروموسومية ، متشابهة وتختلف فقط في كمية الكروماتين المكرر • بينما يختلف التكرار ١٠١ عنها بوجود المنطقة في كمية الكروماتين المكرر • بينما يختلف التكرار ١٠١ عنها بوجود المنطقة احتوائهما على أجزاء مختلفة من اليوكروماتين مكررة بطريقة تجمل الكروموسوم لا ذراعين • أما الانتقالات ، نقل به ونقل به ، وقد أضيفا الى نهاية الكروموسومين الثالث والثاني على التوالى ، فيمكن اختبارهما كتكرارين أما التكرار ١٣٦ فهو يشمل جزءا داخليا من الكروموسوم لا لا انتقالين • أما التكرار ١٣٦ فهو يشمل جزءا داخليا من الكروموسوم لثالث •

وتدل مقارنة تأثيرات التكرارات ١١٢ و ١٠٥ و ١٠٥ على أنه كلما زاد طول التكرار زاد أيضا ما يحدث من خفض عام في معمل العبور (جدول ١٠٥ م أما التكرار ١٢٦ ، فلكونه في الكروموسوم الثالث ، وربما لأنه أقل تحررا في التداخل بسبب تحركاته المحدودة فان تأثيره قليل وربما لا يرقى الى مستوى المعنوية على أنه من الواضع أنه وان كان أكثر الخفض في معدل العبور يقع في منطقة التكرار الا أن التأثير لا يقتصر على حدة المنطقة ولكنه يمتد بصفة عامة على مدى الكروموسوم ١٠٨ وللتكرار ١٣٨ تأثير يختلف بوضوح عن تأثير التكرار ١٠٥ فالاخير يحدث خفضاللعبور على مدى طول الكروموسوم كله ، في حين أن التكرار ١٣٨ ، من الناحية الأخرى ، لا يؤثر في المنطقة من لا الى ١٤ ولكنه يتسبب في خفض كبير المعدل في المناطق المجاورة للسنترومير من ١٤ الى ١٥ ولكنه يتسبب في خفض كبير المعدل في المناطق المجاورة للسنترومير من ١٤ الى ١٥ ولكنه يتسبب في خفض كبير

جنول ۸ ـ ۱۳ می الگروموسوم X وفی وجود البتگرارات ۱۹۲ ، ۱۹۳ و ۱۳۵ (دویزانسکی ۱۹۳۶)

		ات	العبور العادي	النطقة		
177	1.0	1.4	371	117		
۸٦ر٤	٥٧ر٧	۰۰ره	۸٤ر۲	۸۸ر۵	٥٠ر٦	у - е с
۲۷ر۸	٥٣٠٣	۸۲ر۲	۱٤ر۷	۲۶۲۰۱	۷۹ر۰۱	ec - cv
٤٥ر١٠	٥٥ر٣	۷۳۷	۸۲ر۲	77011	۲۸ ۱۱	cv - ct
۹۹ر۱۱	۲۶ره	۲۰۷۹	۱۳۵۹	۲۳ر۱۰	٥٩ر٥١	ct - v
۱۰٫٦۰	۲۰۰۸	۲۹ر۸	٤٠ر٩	۱۱۷۱۸	۱۱ر۱۱	v - g
۲۰۰۳	۲۴،۰۱	٥٤ر١١	۲۲۷۹	۲۳٫۳۱	۲۸ر۱۲	g - f
٠٤ر٢	7٦٩	۲۳۲	۲۲ر٤	۱٤ره	٥٦٥٥	f - Bx
۹۹ر۲۶	٤٧ر٣٦	۱۹۰۰	۸٥ر٥٥	۲۸۲۷	۸۰۰۷	y - Bx) الكل

جدول ۸ ــ ۱٤ تاثیر التکراد ۱۳۸ علی العبور (دویزانسکی ۱۹۳۶)

	y - cv	cv - ct	ct - v	V - S	s - f	f - car
المقارنة	۲۸ر۸	۰ەر٦	۲۰٫۷٦	۷۷٦	۸۹ر۱۶	۷۷ر۳
التكرار	٥١ر٨	۱۰ر۷	۱۰٫۰۰	۲۶ر۷	٤٠ر٣	۲۶ر۱
الفرق (نسبةمثوية)	۸ _	۸+	٧ _	۲ _	٧٧ _	۸۲ _

جدول ۸ ـ ۱۰

المبور في الكروموسوم X وفي وجود نقل Y ونقل Y كانتقالين وكتكرادين (دوبزانسكي Y 1978)

g-f	v - g	ct - v	cv - ct	ec - cv	y - ec	1
۰۷ر۹	۸۳۵	۲۳٫٦٤	٦٧٣٧	۲۲۷	۷۰ر٤	المقارنة
۱۶ر۱۳	۸۳۲۱	۷۰٫۰۷	۰۸ر۲	۲۵ و	۲٤۲۰	الانتقال ، نقل ـ ٣
١٠٦٩	۱۱ر۱۱	3٢ر١١	٥٦ر٤	٥١ر٤	١٦٦٠	التكرار ، نقل _ ٣
٥٣٠	۲۰٫۳۹	۱۱ر۱۱	870	1748	٠٠٠٠	الانتقال ، نقل _ ٧
۱۱۷۷۷	۸۲۲۰۱	۱ ۳۲ ا	٥٦ر٢	۷۲۲۳	۱۳۰	التكرار ، نقل ــ ٧

ويهيئ، نقل - ٣ ونقل - ٧ , فرصة لامكان اجراء مقارنة مباشرة بين التأثيرات التي يحدثها التكرار وبين التي يحدثها الانتقال (حدول ٨ - ١٥) وقد تبين أن الخفض كان أكبر في تأثيرهما عند استعمالهما كانتقال وكان التأثير على العبور في الكروموسوم الثاني أقل وضوحا جدا بالرغم من أنه يظهر بعض الخفض في المعدل عند الطرف الذي يقع عنده SP والذي تتصل عنده القطعة الكررة ٠

وقد حدت هذه البيانات بدوبزانسكى الى اقتراح النظرية الفرضية بأن خفض معدلات العبور هو نتيجة لعملية منافسة فى التزاوج و وتتمشى هذه النظرية فى انطباقها على الانقالابات أو الانتقالات أو التكرارات وهى فى جوهرها ، تشير الى أن مناطق التزاوج ، مهما كان حجمها ، تتنافس فيما بينها على الحصول على قرين تتزاوج معه ففى الأجزاء التى تتناظر فيها الكروموسومات ، تضم عملية التلاصق المناطق النظيرة الواحدة منها الى الأخرى بطريقة تشبه فعل المشبك الانزلاقى وذلك بمجرد بدء التزاوج وينتج عن ذلك تلاصق الخيوط النظيرة مثنى _ مثنى على أنه عندما يطرأ تغير فى التناظر بسبب انقلاب أو انتقال أو مصادفة منطقة معينة ممثلة بحالة ثلاثية ، قانه ينشأ عن التنافس فى توفير قرين نظير خفض لدرجة الما النلاصق ، وهذه حقيقة قد تأكلت سيتولوجيا وحيث أن العبور

يعتمد على حالة تلاصق تسبقه قانه ينجم عن هذا التنافس خفض لعسدل العبور •

ومنا يجدر الاشارة اليه أنه يندر أن يقع العبور بين الكروموسومات المعادية وبين الكسرة التكرارية (دوبزانسكي ١٩٣٤) • على أنه لا يحدث خفض للعبور في الافراد الثلاثية المجموعة (بردجز واندرسون ١٩٢٥ ، وردفيلد ١٩٣٠ ، ١٩٣٠) • فمثلا ، في الكروموسوم X ينخفض معدل العبور في وسطه ولكنه يزداد عند الأطراف (انظر ما يلي) • وهذا يميل الى تحرير عملية العبور من تأثيرات السنترومير وجعل معدل العبور أكثر تمشيا مع الأبعاد الطولية الواقعية بين الجينات وأن يكون تقريبا دالة على المسافات بينها أكثر منه دالة على بعدها عن السنترومير •

وربما نتوقع أن يتداخل تكرار , بالتوالى العادى للجينات ، مع العبور وأن يتناسب ذلك مع حجم التكرار فيكون تأثير التكرار الطويل أشد من القصير • غير أن و الجين ، عودى العين الذي يرتبط وجوده بتكرار سبعة شرائط في المنطقة A 16 ، ولا يحدث أى تأثير على العبور في المنطقة f-g المجاورة (سترتفانت ١٩٢٨) بالرغم من أنه يرفع معدل العبور في المنطقة للعودى • وبذلك تكون أضافة سبعة أشرطة قد أسهمت في زيادة وحدة من للعودى • وبذلك تكون أضافة سبعة أشرطة قد أسهمت في زيادة وحدة من مسافات العبور الى الكروموسوم X • بيد أن التكرارات والاقتضابات الصغيرة في الذرة يتسببان في احداث اضطرابات في العبور أشد كثيرا منا يتوقع حدوثه على ضوء معلوماتنا عن التغيرات الماثلة في الحجم في الدروسوفلا ، وربما يكون ذلك بسبب التزاوج اللانظيرى • وهكذا فقيد بين ستأذلر ورومان (١٩٤٨) أنه من المكن أن تؤدى اقتضابات ضيئية لا يمكن ادراكها سيتولوجيا الى خفض كبير في معدل العبور •

وبينما نتوقع غياب العبور تماما في المنطقة التي يسملها الاقتضاب فانه ربعا يميل أيضا الل خفض معدله بعض الشيء في الجيرة المباشرة له بسبب صعوبات التلاصق ويعزى المظهر نوتوبلورال (Np) إلى اقتضاب في النراع اليمنى للكروموسوم الثاني (شكل ٦ ــ ٢) غتد حدوده من الموقع ٧ر٥٥ الى الموقع ٢ر٥٠ وتشبيل فقد ٥٠ شريطا مبيزا (بردجز وسكوج ولي ١٩٣٦) bloem/Np, cn en/Np

(cn) (۸ر۷۵) en (۲۲٫۰) وجد خفض موضعی للعبور يبلغ فی متوسطة ۱٫۵ وحدة تقتص القطعة المقتضبة ذاتها حوالی خمسة ميكرونات من طول الكروموسوم فی الغدد اللعابية وهبو ما يعادل غر٤٪ تقريبا من طول الذراع اليمنی وحيث ان الطول الوراثی لهبذه الذراع يبلغ ۵۲٪ يمكن توقعه الذراع يبلغ ۲۵٪ يمكن توقعه اذا كان العبور يتوزع بالتساوی ولكن حيث ان العبور أقل نسبيا فی هذه المنطقة فان مقدار الخفض كان أقل أيضا و

العبور في متعددات المجموعات الكروموسومية

من الواضع أن موضوع العبور يكون في متعسمدات المجمسوعات الكروموسومية أكثر تعقيدا منه في ثناثيات المجموعة بسبب العسدد من الكروموسومات الذى أضيف والتي يمكنها أن تتزاوج على نحو تتكون منه وحدات تزاوجية متعددة الكروموسومات • وبالطبع ، تكون دراسـة هــذا الموضوع أكثر يسرا تجريبيا في متعدادت المجموعة الكروموسومية الذاتية حيث يكون التناظر بين الكروموسومات معروفا ومحددا ٠ أما متعددات المجموعة الخلطية فنظرا لما يتكون فيها من وحدات تزاوجية ثنائية فانها تسلك أساسيا مسلك ثنائيات المجموعة الكروموسومية ، وذلك مع احتمال وجود مواقم مكررة تزيد من تعقيد الموقف ٠ وبالمقارنة مع ثنائيات المجموعة التي يجرى فيها العبور في الدور الرباعي الحيوط ، نجد أن هذه العملية تجري في ثلاثيات المجموعة في الدور السداسي الخيوط وفي رباعيات المجموعة في الدور الثماني الخيوط • ولقد بن نيوتن ودارلنجتون (١٩ ٣٠) أنه بالرغم من وجود ثلاثة أو أكثر من الكروموسومات النظرة في نفس الحلية الميوزية الواحدة فانه لا يجرى التلاصق بين الكروموسومات النظيرة عند أي موضع معين منها الا بين اثنين منها فقط • وحيث ان التلاصق يسبق العبور فان عملية تبادل الجينات هنا أيضا تبقى كما في ثنائيات المجموعة ، عملية تجرى بين اثنتين فقط من الكروماتيدات الأربع أو الأكثر من ذلك الموجودة معا (في الحلية) ٠

ومن ناحية آخرى ، فمن المتوقع أن تغير الكروموسومات الإضافية من معدلات العبور المنطقية بسبب التنافس بين الكروموسومات لاتمام التزاوج في مناطق كل منها • والحقيقة في أن كروموسومين نظيرين ، في ثلاثي

للمجموعات الذاتية مثلا , قد يتلاصقان فى احدى المناطق فليس فى ذلك أى ضمان لاطراد التلاصق بينهما على امتداد طولهما وحرمان النظير الثالث تماما من الاشتراك فى التلاصق • وقد أيدت البيانات السيتولوجية ذلك حيث ان الوحدات التزاوجية العديدة الكروموسومات تتكون بانتظام فى متعددات المجموعة الذاتية •

وسنبحث بالتفصيل البيانات الواردة فقط من دراسة ثلاثيات المجموعة الذاتية في الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث ان تلك الواردة من رباعيات المجموعة الذاتية في النباتات (لندستروم ١٩٢٦ ، ليتل ١٩٤٥) تبدواكثر تعقيدا بينما لا تضيف الا القليل من المعلومات التكميلية ٠

في الكروموسسوم 🛚 🗎

يعرض العبور في الكروموسوم X في الأنثى الثلاثية المجموعة فرقا منطقيا عن العبور الذي نجده في الانثى الثنائية المجموعة • فقد وجد ارتفاع ملحوظ في معدل العبور في المناطق الطرفية مصحوب بنقص يعادله في الوضوح في الجزء الوسطى من الكروموسوم (جدول ٨ - ١٦) •

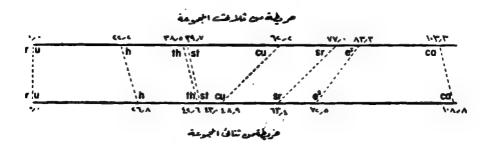
جنول ۸ ـ ۱۹ مقارنة للعبور في الكروموسوم X في ثلاثيات وثنائيات المجموعة الكروموسومية (بردجز واندرسون ۱۹۲۰)

النسبة: ثلاثى/تنائى	قيمة العبور في ثنائي المجموعة	قيمة العبور في ثلاثي المجموعة	النطقة
۷ - د۲ ت	٦,,٢	۳ر۱۶	y - rb
۰هر۰ : ۱	۸د۲۲	۳د۱۱	rb - lz
۳۹ر۰ : ۱	۱۰۰۱	۴ ر۳	lz - dy
۱۵۰۰: ۱	۲ر۲۱	7८	dy - B

على أن المنطقة المجاورة تماما للسنترومير لم تختبر ، وعلى ذلك فانا لا نعرف على وجه التأكيد اذا ما كنا نتوقع أى تغيير فى معدل العبور فى أجزاء الكروموسوم X القريبة من السنترومير فى ثلاثيات المجمسوعات الكروموسومية • ولكنه قد استتبت حقيقة اخرى اضافية فقد كانت قيسم معامل التوافق مرتفعة على نحو غير عادى مما يشير الى أن مسافات التداخل قد قصرت وأن العبور المزدوج يقع فى حرية تزيد عما يوجد فى ثنائيسات المجبوعة •

في الكروموسومين الثاني والثالث

تتفق بيانات ردفيلد (١٩٣٠) عن العبور في الكروموسومين الثاني والثالث في الاناث الثلاثية المجموعة مع بيانات بردجز واندرسون, بمقارنتها مع مثيلاتها في الاناث الثنائية , في الكشف عن فروق منطقية واضحة (جدول ٨ ـ ٧٧) , ولكنها تختلف في اظهار خفض شديد في المناطق المستطرفة من السنترومير وزيادة واضحة في المناطق القريبة منها • ومن مذا يبدو أن للسنترومير في الاتوسومات في ثلاثيات المجموعة تأثيرا على العبور في المناطق المجاورة لها أقل مما لها في ثنائيات المجموعة , مما يعطى الخريطة الوراثية لثلاثي المجموعة أبعادا بين الجينات تختلف عن الأبعاد التي نعرفها في ثنائي المجموعة (شكل ٨ ـ ٩) • فنجد في ثنائي المجموعة أن المناطق التي تتقارب فيها المسافات بين الجينات قد استطالت فيها هذه المسافات في ثلاثي المجموعة • وتعتقد ردفيلد أن الخرائط الوراثية في



شكل ٨ ــ ٩٠ : مقارنة بين جُريطتين ارتباطيتين للكروموضوم الثالث في العروسوفلا ميلانوجاستر ، واحدة من ثنائي المجموعة والأخرى من ثلاثي المجموعة • الخطوط المنقوطة تصل المجافع المتماثلة في الخريطتين • ثلاثيات المجموعة تمثل الأبعاد المادية الحقيقية للجينات على الكروموسوم بدقة أشد .

ولربما تكون الفروق بين بيانات بردجز واندرسون من جهة وبين بيانات ردفيلد من جهة أخرى قد نشأت من الحقيقة في أن الأولين قد حسبا قيم العبور من اناث شاذة ثنائية المجموعة تسلم كل منها الكروموسومين X من الأم • في حين أن ردفيلد استمدت بياناتها من اناث ثنائية المجموعة تسلم كل منها كروموسوما ثانيا وأحدا وكروموسوما ثالثا واحدا من الأم • وبسبب زيادة التماثل الأليلي مع زيادة بعد الموقع السنترومير في اتجاه الأطراف ، فأنه من الضروري استعمال عامل تصحيح لتقديم البيانات على نحو سليم • ولا يمكن عمل هذا مع بيانات ردفيلد وذلك بسبب غياب الاناث الشاذة • وعند اجراء هذا التصحيح في البيانات المستمدة من الكروموسوم الشاذة • وعند اجراء هذا التصحيح في البيانات المستمدة من الكروموسوم الشاذة • وعند اجراء هذا التصحيح في البيانات المستمدة من الكروموسوم الثيرا في الاناث الكلائية المجموعة عنه في الثنائية المجموعة ولكنه يزداد تشدة في المناطق المستطرفة عن السنترومير في ثلاثيات المجموعة عصال تكشف عنه بيانات بردجز واندرسون (رودز ١٩٣٣ آ)

في ثلاثيات المجموعة ، ملتحمة الكروموسومين X اي $(X \widehat{X} X)$

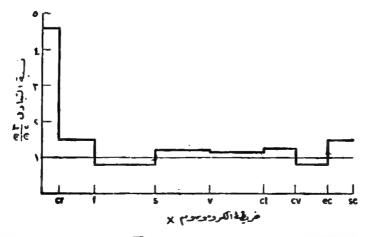
تهيئ تجارب بيدل (١٩٣٥ , ١٩٣٥) نتيجة هامة لتجارب بردجز واندرسون لاستخدامه اناثا ثلاثية المجموعة تحتوى على كروموسومين \widehat{X} ملتحمين (\widehat{X} \widehat{X}) وذلك لا يوفر منها الا كروموسوما حرا واحدا بينميا يرتبط الآخران معا عن طريق السنترومير وقد وجدت زيادة واضحة في العبور في المناطق القريبة من السنترومير في كلا نوعي الجاميطات التي تحمل الكروموسوم \widehat{X} أو الكروموسومين \widehat{X} الملتحمين ، التي استعيدت في النسل ، مع زيادة طفيفة ولكنها معنوية في العبور في المناطق المستطرفة من السنترومير (شكل $\mathbf{A} - \mathbf{1}$) و والمنطقة الدانية التي أظهرت ارتفاعا ملحوظا في العبور (وهي من متفرع $\mathbf{1}$ الى السنترومير وتمثل المنطقتين $\mathbf{1}$ ، $\mathbf{1}$ في جدول $\mathbf{A} = \mathbf{1}$) لم تختبر في تجارب بردجز واندرسون ولذا لا يمكن عمل مقارنة مباشرة على الامتداد الكامل للكروموسوم بين طسراني

جنول ۸ ـ ۱۷ مقارنة لقيم العبور في الكروموسومين الثاني والثالث في ثلاثي المجموعة وثنائي المجموعة (ردفيلد ١٩٣٠ ، ١٩٣٢)

النسبة ثلاثى/ثنائر	قيم العبور في ثنائي المجموعة	قيم العبور في ثلاثي المجموعة	(لنطقة
	رسوم الثانى	الكروم	
۲۸د۰ : ۱	۱۰٫۰	۳د۸	al - dp
۴٥ر٠ : ١	707	۲ر۱٦	dp-b
۳۰ : ۱	۷ر⊛	٤ر٧	b-pr
۱۱ر۱ : ۱	7491	۱د۲۷	pr-c
۹۹ر۰ : ۱	۱۲۲۲	۰د۱۳	c - px
٧٧ر٠ : ١	۷ره	٤ر٤	px - sp
	وسىوم الثالث	الكروم	
۷۷ : ۱	۳ر۲۰	٥ر١٩	ru - h
۱۰:۱۷	7001	٩ر١٤	h - th
۰۰د۲ : ۱	٤ر •	۲ر۱	th - st
۷۹ : ۱	٦ره	۲۲ ۲	st - cu
٤٠٠١ : ١	٠ر١٤	٦ر١٤	cu - cr
۱: ۰۶٦٩	٩ر ٨	۱ر٦	sr - es
۲٥٠٠: ١	٣٤ ٣٤	٠٠٨١	es - ca
الثاني على يمين	فى الكروموسوم بين st و su .	: يقع السنترومير الكروموسوم الثالث	

الاناث XXX و XXX غير أن بيدل لم يجد نقصا معنويا في العبور في الجزء الوسطى للكروموسوم •

فبينما كان العبور في الانات XXX بين أي اثنين من الكروموسومات وفي أية منطقة من المناطق عشوائيا فقد كان العكس واضحا جدا في الاناث XX X · فاذا رمزنا الى ذراعي الكروموسومين الملتحمين بحرفي أ و ب والى الكروموسوم المنفصل بالحرف ج فان نسبة العبور بين أ و ب الى نسببة العبور بين أ و ج أو نسبة العبورين ب و ج هي ٢٠٦٢ : ٦٠٦٥ : ٤٨٠٠ مما يدل على أن أ و ب يعبر كل منهما مع الآخر بنسبة أعلى من عبور كل منهما مع جا ٠ غير أن معظم الفرق يرجع الى الارتفاع الكبير في العبور بين أ و ب في المنطقة الواقعة بين f والسنترومير, حيث ان العبور في جميع المناطق المستطرفة من £ يكون عشوائيا • ويستدل على أن العبور بين الكروموسومات الثلاثة يقع في المنطقة الدانية على نحو عشوائي ، من نسبة طرازي العبور المزدوج العائد الى المتسلسل • فالطراز الأول هو الذي يشترك في عبور عند أحد المواقع كروموسومان ثم هما يشتركان ثانية في عبور تــال عنــد موقم آخر ٠ أما الطراز الثاني فهو العبور المزدوج الذي لا يشترك في العبور الثاني نفس الكروموسومين اللذين اشتركا في العبور الأول • وقد وجد بيدل أن نسبة العبور المزدوج العائد الى المتسلسل كانت ٩٨ : ٩٦ ، وهذا يتفق مع بیانات بردجز واندرسون و کذلك مع بیانات ردفیلد ویدل بوضوح علی التراوج بين الكروموسومات الثلاثة عند تلاصقها ، مثنى مثنى , يكون على نحو عشوائي ٠



شكل ٨ ـ ١٠ : علاقة العبور في الكروموسوم X في انات د ٠ ميلانوجاستر الثلاثية المجموعة ٢ يمثل الخط المستقيم العبور في الثنائي المجموعة ٢ يمثل الخط المستقيم العبور في الثنائي القياسي والخط المتعرج متوسط قيم العبور في الجاميطات X و XX و

العبـــور بين الكروموسومين x و x

تجرى التجارب الوراثية في الأنواع المختلفة لجنس الدروسوفلا على الساس فرض أن العبور الميوزي لا يحدث في الذكور وهذا الفرض صحيح لجميع الأغراض العامة ، حيث انه قد أمكن اسناد الحالات التي يجرى العبور فيها في الذكور ، بصفة عامة ، الى العبور الميتوزى الذي يحدث في الخلايا المولدة وليس في الحلايا الأمية للاسبرمات (هويتنجهيل ١٩٣٧ ، ١٩٣٧) ويستند هذا الاستخلاص الى الحقيقة بأنه في الحالات التي يحدث فيهساهذا العبور فانه يكتشف عن طريق العثور على مجموعات من الكروماتيدات العبورية المتماثلة , مما يدل على نشأتها من الحلايا المولدة , وكذلك بسبب عدم وجود تأثير بيني فيما بين الكروموسومات على معدل العبور من وجود حالات خليطة للانقلاب و

ولقد اكتشف العبور الميتوزى في الخلايا المولدة بين الكروموسومين X و Y في الدروسوفلا ميلانوجاستر في الانات X (كافسان 1977) وفي الذكور X (سسترن ودون 1977 ، نيوهاوس 1977 ، لندسيل 1900) • وفي جميع الحالات يبدو أن العبور يشمل الجسسية الهتروكروماتيني المجاور للسنترومير من الكروموسوم X وهسذا هو الجزء الوحيد من الكروموسوم X ويظهر من بيانات الوحيد من الكروموسوم X وينالذواع نيوهاوس (1977) انه يمكن حدوث عبور بين الكروموسوم X وبين الذواع

جدول ۸ - ۱۸

مقارنة لمعدلات العبور في طرازى الجاميطات X و \overline{XX} في اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الثلاثية المجموعات الكروموسوميةوذات كروسومين X ملتحمين وبين معدله القياسي في ثنائيات المجموعة X

ثنائى المجموعة	لجموعة	ثلاثی ا	النطقة
	الجاميطات ككك	الجاميطات X	النطفة
۰ر۱۸	۲ر۳۳	۸ر۲٤	۲.۱
٠د٢٨	۳۰٫۳	۱ر۲۲	٣

-			
۰۲۰۰	ار۱۲۲	۸۲۲۲	٤
٠ر٢٦	٤ر ۲۲	٠ر٢٧	•
רנדו	۸ر۱۰	٤ر١٤	٦
ار۱۲	۳۱۱	۸۰۰۸	V
7د۱۳	7017	۲ره۲	٨
	•		

القصيرة أو الغراع الطويلة للكرومسوم Y وعند حدوث تبادل بين الكروموسوم X والغراع القصيرة للكروموسوم Y فان العبور قد يقع الكروموسوم أو الى يسار الجين «قصير الأشواك» (bb) ولكن تكون حالات العبور مع الغراع الطويلة دائما الى يسين bb أى بين bb والسنترومير وعلى ذلك يكون الكروموسوم X مناظرا للكروموسوم Y في منطقتين منفصلتين •

ولا يبدو أن حناك تناظرا من المناطق المستطرفة للفراع الطويلة من الكروموسوم X وتدل الكروموسوم X مع أى جزء معروف من الكروموسوم X وتدل بيانات لندسل ، التى حصل عليها عن طريق استخدام حالات انقلاب تشمل المنطقة الهتروكروماتينية فى الكروموسوم X على امكان وجود خمسة مقاطع تناظرية بين X و Y غير أن التزاوج والتبادل يتوقفان على قوى غير نظيرية تكنها قوى نوعية خاصة بالهتروكروماتين X

وقد تبين أيضا أن معدل الانفصام بين الكروموسومين X الملتحمين في الاناث ، عن طريق تبادل مع الكروموسوم Y ، لا يتفير بوجود تغيرات تركيبية خليطة بالاتوسومات مما يجملنا نتأكد الى حد معقول ان العمليسة ميتوزية وليست ميوزية (كوبر ١٩٤٦ ب) •

الا أنه يظهر في بعض الكائنات ارتباط جزئي بالجنس لجينات معينة ويقع هذا في الحالات التي لا يكون فيها الكروموسوم Y مكونا كليه من الهتروكروماتين وحيث يكون الجزء اليوكروماتيني من الكروموسوم Y مناظرا لمنطقة مشابهة في الكروموسوم X والارتباط المطلق (التأم) بالجنس يوجد فقط في حالة الجينات التي تقع في الأجزاء غير النظيرية أو الميزة من الكروموسومين X أو Y والتي لا يجرى بها عبور \cdot فمشلا يعرف بالانسان جينات تسلك طابعا من الارتباط المطلق (التام) بالكروموسوم

او أخرى بالكروموسوم Y الى جانب ثالثة ذات طابع للارتباط الجزئى بالجنس و يعرض نوع من السمك ، ليبستس والنبات ميلاندريوم طابعا مماثلا من هذا الارتباط .

العبور الميتوزى

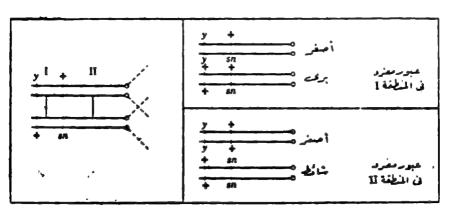
من الواضح أن حدوث العبور ، في معظم الكائنات ، مقصور على الانسجة التوالدية حيث يصاحب الانقسام الاختزال (الميوزى) عند تكوين الجاميطات (أو الابواغ) المذكرة أو المؤنثة ، على أن العبور يحدث أيضا في الانسجة الجسمية في الدرسوفلا ميلانوجاستر ولو أن ذلك يجرى بمعدل أشدندرة بكثير عما نجده في الانسجة التوالدية (سترن ١٩٣٦) ، وترجع ندرته في الكائنات الأخرى وارتفاع معدله نسبيا في الدروسوفلا ، دون شك الى التلاصق غير العادى الذي يحصل بين الكروموسومات النظيرة في الخلايا الجسمية (متز ١٩٦٦) ، والذي يمكن أن يؤدى الى تكوين تشكيلات الجسمية (متز ١٩٦٦) ، والذي يمكن أن يؤدى الى تكوين تشكيلات المجموعة الكروموسومية التي تستحدث صناعيا في ميسليات الاسبرجللس نيجر تدخل في « عملية ميوزية » ميتوزية تؤدى الى توزيع للجينات دون اختزال الى الحالة الاحادية المجموعة « بونتكورفو نيديولانز والاسبرجللس نيجر تدخل في « عملية ميوزية » ميتوزية تؤدى عموما ، ولكن لا يتسنى اكتشافه الا تحت ظروف تجريبية محكومة في دقة ،

ومن قبل افترض بردجز (۱۹۲۰) استبعاد کروموسومات X معینة من الخلایا الجسمیة فی اناث خلیطة لعدد من الجینات وذلك نتیجة وجدود الموقع و ضئیل الأشواك - ن (M-n) فی الکروموسوم المستبعد \cdot ولما کانت الجینات المتنحیة موجودة فی الکروموسوم X الذی لم یستبعد \cdot فان الاناث التی تبدو بریة المظهر - دون استبعاد - یظهر بها مواضع موزایکیة تتمیز بالمظاهر المتنحیة (نتیجة الاستبعاد)

وأثناء البحث عن تفسير لهذه الظاهرة ، اكتشف سترن (١٩٣٦) آن الموزايكية لا تنشأ بسبب استبعاد كروموسومات معينة ولكن بسببعبور ميتوزى متبوزي عادى للكروماتيدات _ وقد استخدم الجينان

٣ (أصفر الجسم) و sn (شائط الأشواك والشعور) لأنه يمكن
 تمييز المواضع الأصيلة أو الأحادية الاليل للجينين ٧ و sn بسهولة في
 وسط المظهر البرى المحيط بهذه المواضع في الانثى الخليطة *

وفي تجربة نموذجية ، استخدمت فيها أنثى بالتركيب تجربة نموذجية ، استخدمت فيها أنثى بالتركيب نسبيا تظهر الموزايكية على نحو عام كبقع توصية متساوية الحجم نسبيا تظهر احداها المظهر الأصفر والأخرى المظهر الشائط و وبمعدل أقل ظهرت بقع صفراء فقط وبمعدل أقل شدة ظهرت البقع الشائطة وحدها ويمكن تفسير ذلك بسهولة (شكل ٨ - ١١) اذا فرضنا أن البقع التومية قد نشأت نتيجة عبور بين n والسنترومير في المرحلة الرباعية الخيوط ، والبقع الصغراء نتيجة عبور مزدوج أحدها بين n والسنترومير والآخر بين لا و nn ويمكن تفسير قسلة بين المعمور والآخر بين لا و nn ويمكن تفسير قسلة بين المعمور المزدوج هنا يكون نادرا ويتوقف حجم البقع على وقت التكوين الذي حدث عنده العبور ه



شكل ٨ ــ ١١ : المبور الميتوثى في د ٠ ميلانوجاستر ٠ يؤدى العبور المقرد بين Sn و (المنطقة ١) الى تكوين بقع صفرا مفردة فقط ، بينما يؤدى المبور المفرد بين والسنترومير (المنطقة التانية) الى تكوين بقع توصية ، ولا يسكن المحصول على بقع Sn مفردة الا اذا حدث عبور مزدوج في المنطقتين ١ و ٢ مما ٠

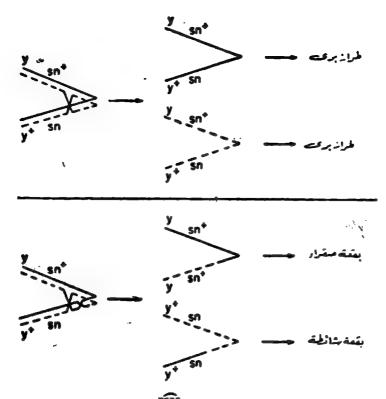
وقد بينت تجارب اضافية أجراها سترن أن عوامل أخرى تؤثر على المبور الميتوزى وهى : (أ) أن الظاهرة ليست مقصورة على الكروموسوم X فقد وجدت أيضا فى الاتوسومات (v) أن المواقع المختلفة لضئيل الأشواك

اليمين من 80، وأن هذه المواقع تضفى درجات مختلفة من التأثير وكانت المواقع اليمين من 80، وأن هذه المواقع تضفى درجات مختلفة من التأثير وكانت المواقع المرتبطة بالجنس منها ذات تأثير فى رفع المعدل يزيد على تأثير المواقع الموجودة على الاتوسومات وجرا أظهرت مواقع ضئيل « 40 الموجودة على الكروموسوم الثالث نوعية غريبة تتلخص فى أنها تحد من حدوث العبور الميتوزى فيقتصر على الذراع الموجودة به و (د) وكما فى الاناث ، يقع العبور الميتوزى أيضا فى الذكور ولكن بمعدل أقسل (هر) يقسع داخسل الانقسلاب فى المسالات فى الملائقة له ويؤدى الى تكوين جسور كروماتينية وكذلك بين كروموسوم كلا علمي وكروموسوم كلا عادى ، (و) بمقارنة العبور الميتوزى على درجتى الحرارة ووق مئوية وجد أن الأولى خفضت معدل حدوثه (سترن ورنتشلر ١٩٤٦) و وهذا التأثير الأخير على العكس تماما من المروف عن زيادة معدل العبور فى الحلايا التوالدية التي تصحب درجات الحرارة المرتفعة ويستدل على استقلال معدل العبور ، الميوزى والميتوزى ، من المساهدة الملحوظة بن الجن C 3 G الذى يكبت عمليا كل العبور سليتوزى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر ليس له تأثير مطلقا على معدل العبور الميتوزى (ليكريك 19٤٦) ، ميلانوجاستر ليس له تأثير مطلقا على معدل العبور الميتوزى (ليكريك 19٤٦) ،

ولقد بحث شوارتز أيضا (١٩٥٤ ، ١٩٥٥ أ) موضوع العبور الميتوزى في كروموسومي X الملتحمين (\widehat{XX}) حيث وجد أنه يقل كثيرا عن معدله في كروموسومي X المنفصلين وذلك حتى في وجود الموقع الاوتوسومي ضئيل ($\mathbf{Y}, \mathbf{Y}, \mathbf{Y}$ ($\mathbf{S}), \mathbf{W}$), ولكنه يزداد كثيرا اذا تركت الاناث لتصل الى عمر متأخر قبل تلقيحها وكما اقترح براون وهاناه (١٩٥٢) وفي دواستهما عن عدم ثبات الكروفوسومات الحلقية في الدروسوفلا , يعتقد أن هذا راجع الى العبور بين الخيوط الشقيقة ولكن تتركز أهمية دراسة شوارتز في دلالتها القوية على أن الكروماتيدات الجديدة التكوين هي التي تدخل في العبور بين الذراعين النظيرتين مع حدوث العبور بين الخيوط الشقيقة بين كروماتيدة قديمة وأخرى حديثة (شكل $\mathbf{A} - \mathbf{Y}$) وعلى الرغم من أن هذه النظرية مغرية فان براون , ولشونز (١٩٥٥) لم يتمكنا من تأكيد بيانات شوارتز في أن العبور الميتوزي يزداد مع ارتفاع عمر الاناث و

العبور غير المتكافيء

تدل بیانات العبور التی جمعت من مصادر عدیدة أنه عند حدوث تبادل بین کروماتیدتین نظیرتین فان ذلك یتم عند موقعین ، یتماثل الواحد منهما



شکل ۸ – ۱۲ : العبور المیتوزی فی انات \overline{XX} فی د ۰ میلانوجاستر (أعلی) العبور بین الکروماتیدتین الجدیدتی التکوین (الخطوط المتقطمة) (أسفل) معاثل للحالة اعلاه ولکن مصحوبا بعبور بین کروماتیدتین شقیقتین یحدث بین کروماتیدة قدیمة واخری جدیدة ۰

تماما مع الآخر من حيث الموضع ويضمن هذا النظام الدقيق للتبادل بقاء عدد الجينات في الكروموسوم كما هو بصرف النظر عن عدد مرات التبادل التي يشترك فيها وكما أنه يدل حتما على أن التلاصق الذي يسبق العبور يلزم أن يكون في درجة مساوية من الدقة ، فتتزاوج الجينات النظيرة مع جينات نظيرة لها و

فلو أن النظام الذي يجرى به العبور كان أقل نوعية من حيث مستويات التناظر في الكروماتيدتين العبوريتين , كنا نتوقع أن تكون حالتا الاقتضاب والتكرار أشد كثرة مما هو معروف $^{\circ}$ وقد تبين هذا في وضوح ملحوظ من الحالة الخاصة $^{\circ}$ بالجين $^{\circ}$ عودى العين في الكروموسوم $^{\circ}$ في الدروسوفلا ميلانوجاستر والتي تعتبر الآن كحالة كلاسيكية $^{\circ}$ فمن قبل , كان «عودى»

يعتبر كمثل لأحد المواقع الغائقة الطفور ، يرتد الى الطراز البرى أو الى طراز للمودى آكثر تطرفا (عودى مزدوج) بمعدل أعلى من المعروف للمواقع الأخرى ، غير أن « عودى » كان مختلفا عن باقى الجينات فى الحقيقة بأن « طفوره » سواء الى انعادى أو الى « العودى المزدوج » كان دائما مصحوبا بعبور قريب من موقعه (سترتفانت ومورجان ١٩٢٣) ، ومنذ ذلك الوقت ، أمكن وراثيا وسيتولوجيا (شكل ٦ - ٧) بيان أن « عودى » يرتبط بتكرار ردفى عادى التوالى (التتابع) وأنه ليس طفرة بالمعنى الحقيقى للكلمة وأن « طفسوره الزائد » هو نتيجة لعبور غير متكافى « (سترتفانت ١٩٢٥) ،

وعند تلقیح انات بالترکیب + B+/fBfu (+ A+ C متفرع + C+ C متنوع + C+ C و + C+ C متنون و + C+ C و + C+ C و + C+ C متنون و + C+ C و + C+

ولكى يجرى العبور غير المتكافى، لابد أن يكون الترتيب داخل كل قسم من الأقسام المكررة المتجاورة بنفس التوالى العادى • والفشل فى اكتشاف عبور غير متكافى، فى كثير من حالات التكرار المشتبه فيها فى الدروسوفلا ميلانوجاستر ينشأ من الحقيقة فى أنه يبدو أن الغالبية العظمى لهذه التكرارات

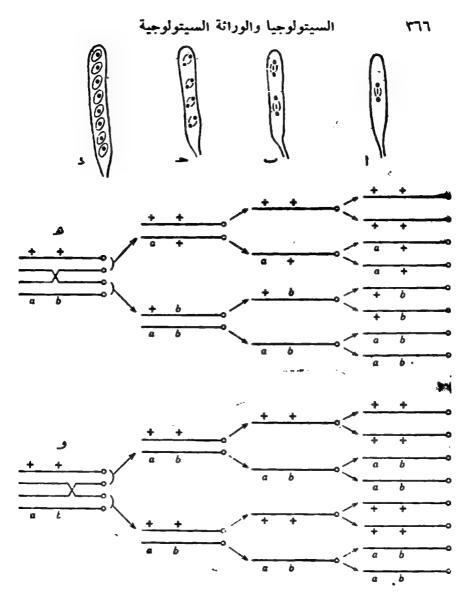
من الطراز المكوس • والظاهر أن عودى » ليست الاحالة استثنائية (بردجز ١٩٣٥ ، لويس ١٩٤٥) • غير أن حالة الموقع A في الذرة ، هي كما تظهر حالة لتكرار ردفي عادى التوالى (لونان ١٩٥٥) يستعاد فيها ، عن طريق العبور غير المتكافئ ، ألفا وبيتا ، المكونين للموقع ، كل منهما مستقل عن الآخر •

تحليل الرباعيات البوغية في النيوروسبورا

أشرنا فى مناقشة سابقة عن نشأة الكروماتيدات العبورية ، الى أنه من المكن أن تنشأ الكروماتيدات اللاعبورية ، والمفردة العبور من وحدات تزاوجية ثنائية حدث بها عبور متعدد • ففى الدروسوفلا ، تعالج موضوعات النشأة على أساس احصائى غير مباشر وليس عن طريق تحليل مباشر لجميسيع الكروماتيدات الناتجة من خلية ميوزية واحدة • وتدل البيانات التي حللت على هذا النحو على أن التداخل الكروماتيدى لا أثر له فى الدروسوفلا وأن طرز العبور المزدوج ، التنائية والثلاثية والرباعية الخيوط تحدث بالمدلات المتوقعة على أساس عشوائى •

على أنه يمكن معالجة هذه المسائل مباشرة في عنف الخبسز الأحسر نيوروسبورا كراسا ، حيث انه لا يمكن فقط ، من الزق الواحد ، استرجاع جميع الكروماتيدات الأربعة الناتجة من احدى الرباعيات البوغية بل نحصل عليها في ترتيب تسلسلي يهييء معلومات عن عدد وطرز العبور الذي يحدث ، ومبين بالشكل ٨ ـ ١٣ طريقة هذا الانقسام وهذا الانعزال • وهناك دليل قوى على أنه ، في العادة ، لا تنزلق الأبواغ الزقية أحدها عبر الآخر داخل الزق (يحدث بمعدل أقل من ١٪) وعلى ذلك يمكن عن طريق عزل الأبواغ الزقية بالترتيب وتعيين تراكيبها الجينية توفير أدلة تهدى الى حقيقة الأحداث التي تجرى وقت العبور • وكذلك لما كان السنتروميران المتناظران ينعزلان الواحد عن الآخر بانتظام في الانقسام الأول (ومع ذلك انظر بركنز ١٩٥٥ للحالات المناقضة) فانه يمكن تعيين بعد أي جين عن السنترومير ، كما يمكن تعيين المسافات بين الجينات المرتبطة من معدلات العبور مباشرة •

وقد بعث هولاهان وبيدل وكالهون (١٩٤٩) وباريت ونيوماير وبركنز وجارنجوبست (١٩٥٤) بالتفصيل الطرق والصعوبات الفنية في وضم



شكل ٨ ـ ١٣ : الانقسال النائي (ج) الدور الانقسالي في النيوروسبورا (أ) في الدور الانقسالي الأول ، (ب) الدور الانقسالي النائي (ج) الدور الانقسالي في الانقسام الميتوزي التالي للميوزي (د) زق ناضج به ثمانية أبواغ زقية ، (م) السلوك في زوج من الكروموسومات النظيسرة والانمزال لزوجين من الجينات (B و (b) في حالة حدوث العبور بين الجينين ، فالانقسام الأول انشطاري للجين (B و اختزالي للجين (البينا هو في الانقسام الثاني عكس ذلك تمام (و) نقس الثيء كما في م فيما عدا أن العبور قد حدث بين الجين (السنترومير معطيا افرالا انشطاريا في الانقسام الأول ، واختزاليا في الانقسام الثاني لكلا الجينين ، الترتيب التتابعي للكروماتيدات كما سينهكس من الترتيب التابعي للكروماتيدات كما سينهكس من الترتيب التابعي للأبواغ الزقية داخل الزق الا فيما عمدا ما يقع أحيانا من انزلاق الأبواغ واحدا منها عبر الآخر ،

خرائط لسبم مجموعات ارتباطية • كما عالج أيضًا بابازيان (١٩٥٢)وبركنز (١٩٥٥) موضوع تحليل الرباعيات البوغية ، في حين أوضحت ماكلنتوك (١٩٤٥) وسنجلتون (١٩٥٣) الحالة السيتولوجية لهذا النوع • وتدل النتائج على أن العبور في النيوروسبورا لا يختلف كثيرا عنه في الكاثنات الأخرى والفارق الرئيسي عنه في الدروسوفلا هو عدم وجود الطابع العشوائي على نحو ملخوظ ، بين طرز العبور المزدوج (لندجرن ولندجرن ١٩٣٧ ، ١٩٣١ ١٩٤٢ ، هويتهاوس ١٩٤٢) • فاذا لم يكن هناك تداخل كروماتيدي فان معدلات العبور المزدوج للطرز الثنائية والثلاثية والرباغية الخيوط تكون بالنسبة ١ : ٢ : ١ على الترتيب ، ويؤدى وجود تداخل كروماتيدى ايجابي الى زيادة في الطرازين الثلاثي والرباعي الخيوط ، بينما يؤدي التداخل السلبي الى زيادة في الطراز الثنائي الخيوط • وهذان النوعان من التداخل يجدثان في النيوروسبورا كراسا (لندجرن ولندجرن ١٩٤٢) • ولكن الحقيقة التي تسبيرهي كل انتباه هي أن زيادة العبور المزدوج من الطراز الثنائي الحسوب المراف اثنين من الكروموسومات التي اختبرت تقع عندما يحدث التبادلان بطريقة مماثلة على جانبي السنترومير • وفي المناطق الأخرى لهذين الكروموسومين قد يقلل التبادل الأول فرصة حدوث التبادل الثاني بين نفس الكروماتيدتين أما في النيوروسبورا سيتوفيلا فقد وجدت زيادة في العبور المزدوج الثلاثي الخيوط عبر السنترومير (بركنز ١٩٥٥) ٠

وكذلك تقدم بيانات العبور في النيوروسبورا دليلا على وجود تداخل كيازمي سلبي حيث قد وجدت زيادة واضحة في العبور المزدوج والشلاثي والرباعي و وتنفق هذه النتائج مع ما وجد من زيادة في العبور المزدوج الثنائي الحيوط في الفيسولا وفي بعض الفيران المينئة , لتعطى نسبة منوية من الاتحادات الجديدة أعلى من ٥٠٪ (هويتهاوس ١٩٤٢) .

ومن العسير أن نفسر طوابع العبور هذه على أساس أى من النظريات الفرضية الجارية الخاصة بالعبور • ولو أن نظرية بللنج (انظر فيما بعد) ترجع حدوث زيادة في العبور المزدوج الثنائي الحيوط عما يقابله من الطرازين الثلاثي والرباعي • ومع هذا يتضع أن النيوروسبورا ، بصفة خاصة ، كائن صالح لدراسة ديناميكيات العبور وخصوصا أنه من المكن الآن تكوين مجموعات ارتباطية مناسبة ،

الاتحادات الجديدة في البكتيريا وفي الفيروسات

ظلت طبيعة التغيرات الوراثية في الكائنات الدقيقة مشل البكتيريا والفيروسات موضوع نقاش لمدة طويلة والى وقت حديث ، كان الفرض بأنها في طبيعتها أحادية المجموعة , وعدم معرفتنا بوجود طور جنسي بها , مانعا من اجراء تحليل وراثي للتباين فيها , الأمر الذي لايكن بدونه عمل تقسيم للتغيرات الوراثية الى طغرات جينية أو شذوذ كروموسومي أو وراثة سيتوبلازمية .

وانه لصحيح ، أنه قد أمكن بيان أن الخلية البكتيرية بها جسسم شبيه بالنواة ايجابى لاختبار فولجين ، الا أنه رغم الدراسات الكثيرة التى أجريت فان الصورة السيتولوجية لايزال يحوطها بعض الشك (ديلاماتر ١٩٥١ ، ١٩٥٣ ، ١٩٥٣) ومن ناحية أخرى فان حجم هذه الخلايا يصل الى الحد الذى لا يجعل الفشل فى توضيح وتعريف تركيب وعدد الكروموسومات على وجه التأكيد أمرا يدعو الى العجب وذلك لأن الكروموسومات لابد وأن تكون غاية فى الدقة ، بيد أن أمر حدوث الطفرات فى الكائنات الداقية فى الكائنات الراقية لهو أمر يمكن استخلاصه من ثبات هذه الطغرات وتكوينها للاتحادات الجديدة وامكان ارتدادها ، ومعدلات استحداثها بالعوامل المطفرة (ليدربرج ١٩٤٨) ،

وقد هيا اكتشاف امكان حدوث تبادل الجينات في البكتيريا والفيروسات البكتيرية (البكتريوفاجات) اختبارا دقيقا لصحة نظرية الطفرة في الكائنات الدقيقة • ويحدث هذا التبادل عند الجمع معا لسلالتين مختلفتين في التركيب الوراثي • وبالرغم من أنه ، في الوقت الحاضر ، لم يتضبح الأمر بعد الى درجة محاولة بناء صورة كاملة للنظام الوراثي كما يوجد في الخلية البكتيرية أو الحبيبة الفيروسية ، فان هذه الاكتشافات تخدم في أن تدفع الكائنات الدقيقة الى التوافق وراثيا مع النباتات والحيوانات الراقية •

ولقد ثبت على وجه التأكيد تكوين اتحادات جديدة في بكتريا القولون اشريشياكولاى ، نتيجة لأعمال ليدربرج الباهرة (ليدربرج وتاتوم ١٩٤٦ ، هيز ليدربرج وليفل ١٩٤١ ، هيز ليدربرج ويتألف التكنيك أساسيا في زرع خليط كثيف من سلالتين من

اشريشيا كولاى بهما عوز غذائى ومتعددتين للطفرات ولكن غير متشابهتين ، على أطباق بيئية أجارية تنقصها الاحتياجات المعينة اللازمة للنمو و وتسمل الجينات الواسمة ، الجينات التى تحكم المقاومة أو الحساسية للبكتريوفاج وللمضاادات الحيوية كما تحكم عمليات تخليق كيميائية حيوية مميزة وقد جهزت البيئة الفذائية بحيث لا يمكن أن تنمو علها أية واحدة من السلالتين بمفردها غيرأنه عند خلط السلالتين تظهر بعض المستعمرات البكتيرية العرضية بمعدل ١٠٠١ والتى تكون غذائيا برية الطراز من حيث انها لم تعد في حاجة الى موادتكميلية من أجل النمو و وتعرف هذه بأنها و برية أو أولية الاغتذاء » بالمقارنة مع و التكميلية الاغتذاء » وهى التى يكون بها عوز غذائي و بالرغم من أن معدل طهور المستعمرات البرية الاغتذاء منخفض جدا بوجه عام فأنه مع ذلك لا يزال أعلى بكثير مما يمكن تفسيره على أساس توافق طفور عكسى لعدد من الجينات المستقلة و المستقلة و

وعلى هذا فان الاستخلاص الذي يمكن أن نخرج به هو وجود صورة ما من النظام و الجنسى ، يسمح بتبادل المادة الوراثية واعتبار المستعمرات البرية الاغتذاء قسما من الاتحادات الجديدة في النسل أما القسم المكمل الذي يشمل الاتحادات الجديدة التي يعوزها عدد من عوامل التغذية فانه لا يمكن الحصول عليه باستخدام البيئة الغذائية الدنيا وبما أنه يمكن اختبار الجينات التي تحكم المقاومة أو الحساسية للبكتريوفاجات أو لمضادات الحيوية مستقلة عن أبينات التي تحكم التخليق الكيميائي الحيوي ، فأن الواقع في أنها هي أيضا تتفق مع العقيدة العامة عن تكوين الاتحادات الجديدة يعتبر برهانا اضافيا على أن المادة الوراثية في النواة البكتيرية يجرى بها عملية تكوين اتحادات جديدة وقد توافر ما يدعم هذا الرأى أيضا بما أمكن بيانه من اتحادات جديدة وقد توافر ما يدعم هذا الرأى أيضا بما أمكن بيانه من أنه في حالة استعادة الطرز البرية الاغتذاء من خليط لثلاث سلالات موسومة ، فأن أية منها لا يظهر الا خصائص اثنتين فقط من هند السلالات ولم يحدث أبدا أن ظهرت بأية منها خصائص الثلاث ، وبهذا يمكن استبعاد ولم يحدث أبدا أن ظهرت بأية منها خصائص الثلاث ، وبهذا يمكن استبعاد الاحتمالات في أن يكون المسئول عن تكوين الطرز الاتحادية الجديدة عاملا كيميائيا قابلا للانتشار ،

وقد تبين أنه من العسير جدا الرساء مجموعات ارتباطية مستتبة في الاشريشيا كولاى ، غير أنه لا يوجد شك في أن بعض الجينات مرتبطة وأن سلوكها في الحالتين التجاذبية والتنافرية يتبع التوقعات الانعزالية التي

تعطى خرائط جزئية للارتباط • وقد أشار هايز (١٩٥٣) الى أنه يوجد ثلاث مجموعات ارتباطية على الأقل وهو ما يؤيده بحث ديلامتر السيتولوجى (١٩٥٣) • ولكن ليس بوسعنا الا أن نقبل الآن مؤقتا ومع التحفظ أن العدد الأحادى هو ثلاثة ، وذلك بسبب ما يحيط بالدراسات السيتولوجية من شك وما يظهر من عدم الثبات والتباين في تعبير الارتباط (ليدربرج وتاتوم 1٩٥٤) •

وقد أمكن فصل خلايا ثنائية المجموعة خليطة يجرى بها الانعسرال باستمرار ودرست أسباط النسل الخلوى (زيلله وليدربرج ١٩٥١) و لكن في الوقت الذي أظهرت فيه بعض الخلايا انعزالا في حالة خليطة لم يظهر انعزال في البعض الآخر و وبالأخص ، يبدو أن الجينين Mal و S يكونان دائما في الحالة الأصيلة الأحادية الاليل في الوقت الذي تكون فيه مواقع أخرى في حالة خليطة (ليدربرج ١٩٥٥ أ) ، مما يشير الى وجود تفضيل لفقد المنطقة S - Mal بعد تكوين الزيجوت في خلية ثنائية المجموعة الا فيما يختص بهذه المنطقة ٠

ومن الواضع الآن أن تكوين الاتحادات الجديدة الورآثية في البكتيريا يتضمن نظاما جنسيا لا يختلف كثرا عن الموجود في الكائنات الراقية من حيث حدوث تزاوج الحلايا • ومن المحتمل جدا أن ذلك يتبعه اندماج للنويات ثم الانقسام الميوزى • ويتبين من انعزالات النسل أن الاتحادات الجديدة للمواد الوراثية تجرى ، ولكن مع وجود فارق واضع عما يحدث في الكائنات الراقية ، وذلك أن أفراد النسل التي بها الاتحادات الجديدة تظهر عسلي نحو يشير بحدوث انتقال الجينات في اتجاه واحد · فهناك عامل F تعرف طبیعته ، یعین التوافق الجنسی ، والبکتاریا التی تحسل F (ویرمز لها + ج) تكون الحلايا الواهبة في حين تكون البكتيريا التي تعوزه الخلايا المتسلمة ويكون الانتقال الوراثي من الخلايا \mathbf{F}^+ الى \mathbf{F}^- الخلايا F^- ولا تعطى الخلايا F^- نسلا به اتحادات جديدة فقط ولكنها تتحول أيضا الى التركيب + ٢٠ • ومن ناحية أخرى , فانه يمكن أن تنتقل F من خلایا F^- الی خلایا F^- دون أن یصحب ذلك انتقال وراثي آخر ٠ وفي بعض الحالات قد تنتقل F الى جميم الخلايا F ولكن لا يصاحب هذا الانتقال تكوين اتحادات جديدة وراثية الا في ٣٪ _ ٤٪فقط من المرات (هيز ١٩٥٣) ، وقد صرح هيــز أنه يبــدو أن + ٢ ليس الا بكتريوفاجة معتدلة ولكن لم يتبين ذلك عمليا وبصفة قاطعة للآن (ليدربرج 1900) ولا يمكن فصل العامل F من الخلايا التي تعمله كما أنه لابد من حدوث اندماج بين الخلايا حتى يتم انتقال F أو المواد الوراثية O

وعلى ذلك فان التوافق الجنسى فى ايشريشيا كولاى يعتمد على وجود أو غياب $F - \times F - \times F -$ ونجاح الى التقيحات $F - \times F + \times F +$ ونجاح الى حد محدود فى التلقيحات $F + \times F + \times F +$ والى أقصى حد فى التلقيحات $F + \times F - \times F + \times F +$ ويبدو أن العامل $F - \times F + \times$

وباستعمال عامل آخرمشتق من + F ويسمى Hfr يزيد من معدل الاتحادات الجديدة ألف مرة على التى نحرزها مع + F أمكن الحصول على معدلات للاتحادات الجديدة من المستوى \\ الله ١٠٠٪ من العدد الابتدائي الم معدل الاتحادات الجديدة للجينات المرتبطة TLAzV, Lac Gal على معدل الاتحادات الجديدة للجينات المرتبطة للفيروس T وتخسر الثريونين والليوسين والحساسية للازايد والحساسية للفيروس آ وتخسر اللاكتوز والجالاكتوز) ولكنه لا يؤثر على الجين غير المرتبط S (الحساسية للاستر بتوميسين) ومن تلقيح بين مبلالة بالتركيب +Lac والحساسية المتحاب الاتحادات الجديدة عن طريق زرع الخلايا في أطباق على بيئة غذائية يعوزها الاتحادات الجديدة عن طريق زرع الخلايا في أطباق على بيئة غذائية يعوزها الثريونين والليوسين وتحتوى على الاستر بتوميسين (مقاومة للاستر بتومسين الثريونين والليوسين وتحتوى على الاستر بتوميسين (مقاومة للاستر بتومسين من الاب (Hfr) ويمكن اختبار هذه التراكيب الجديدة للجينات الأخرى المأخوذة للازايد (+Ar) و وحد أن ٩٠٪ من الجموعة T + L + Sr وحساسسة للفيروس T (الاتوز (+ الهو)) و ٥٠٪ تخم اللاكتوز (+ الهو))

ولكى يتفهم ولمان وجاكوب أساس النسب الفريبة لهذه التراكيب فقد

عطلوا عملية النضج في فترات معينة ، ووجدوا أنه توجد فترة تأخر مدتها عشر دقائق قبل ظهور أية تراكيب أو اتحادات جديدة وعقب هـنه الفترة ظهرت المواقع " V_1 " في نفس الوقت ثم الموقع V_1 " بعد احدى عشرة دقيقة من التلقيح ثم الموقع + Lac بعد + دقيقة ثم + + بعد ٢٩ دقيقة ٠ وهذا لا ينبيء فقط عن أن الجينات في المجموعة الارتباطية مرتبة ترتيبا طوليا ولكنه يدل على أنها تدخل الخلية F- في ترتيب مسسابق التعيين وفي سرعة بطيئة للدخول تسمح بقطع العملية عند مراحل مختلفة من اتمام احداث التزاوج • وينبى، هذا ثانية باشتراك بكتوريوفاج ناقل مشابه للذي يعمل في السالونللا (انظر ادناه) • غير أن فهم عملية تكوين الاتحادات الجديدة أصبح في الوقت الحاضر فائق الحد في صعوبته • هذا الا اذا كانت تقع بين كسرات من المجموعات الارتباطية وفي ترتيب متتال • والحقيقة أن ليدربرج (١٩٥٥ أ ، ب) أثار الاعتراض على تفسير ولمان وجاكوب بوجود انتقال متسلسل للمادة الوراثية أثناء الاخصاب , ويعتقد أن الأفراد الخليطة جزئيا التي تنتج ترجع الى حدوث فقد بعد الانقسام الميوزي في مجموعات الارتباط المنفصمة ولا ترجع الى اضافات قبل الانقسسام الميوزي ٠

والسالموئللا تيفيموريم , بكتيرة أخرى تشبه الاشريشيا كولاى فى أنها تعطى نتيجة لتكوين اتحادات جديدة وراثية أفرادا برية الاغتذاء من خلط مزارع تكميلية الاغتذاء (ليدبيرج وليدبيرج وتسندر وليفلى ١٩٥١ ، نسندر وليدبيرج وادواردز ١٩٥٣ مسندر وليدبيرج وادواردز ١٩٥٣ مسندر وليدبيرج وادواردز ١٩٥٣ من المحملية التكمليتين التكمليتين للاغتذاء , 2 A , 2 A و تربيتهما على بيئة آجار دنيا فانهما تعطيان أفرادا بية الاغتذاء بمعدل ١ : ١٠ ° وللسلالات الأخرى القدرة على التغيير بنفس الطريقة بمعدل أقل أو أعلى والى جانب هذا . فان الانتقال الوراثي كما في أشريشياكولاي يحدث في اتجاه واحد ، وهو في هذه الحالة يقع من 2 A الى 2 A د

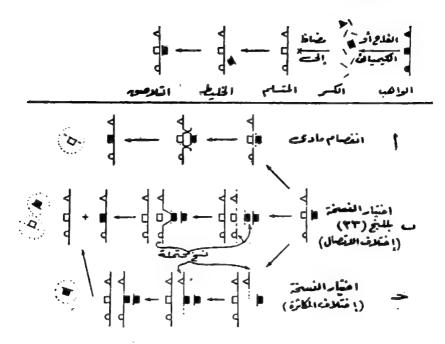
وسرعان ما يتضع وجود اختلافين يفصلان النظامين • ففي السالمونللا تيفيموريم ليس من الضرورى تلامس الخلايا أو حتى خلطها ولكن يمكن فصل حامل العدوى الذي يملك القدرة على الانتقال ، عن الخلايا المتحللة لنحصل على تحضير فعال يحتوى على عنصر يمر بالمرشحات (FA) (وعلى هذا تكون

خلايا السلالة 2A خلايا واهبة + FA والسلالة 22 A خلايا متسلمة -FA. ويبدو أن الانتقال الوراثي لايشمل الا مواقع وراثية مفردة أو على الأكثر موقعين وثيقي الارتباط بدلا من مجموعات كروموسومية كاملة • والكائن الناقل مو بكتريوفاج وهذا النظام موجود أيضاً في الاشريشيا كولاى الذي يعسل فيه البكتريوفاج المعتدل P1 كعامل ناقل (لينوكس ١٩٥٩) • وقد أمكن بنجاح نقل جينات مسئولة عن عمنيات تخليق كيميائية حيوية وطوابع تخميرية ومقاومة لمضادات الحيوية وطرز أنتيجينية , ولكنه واحد منها فقط في كل مرة • ولهذا يبدو أن الوحدة المنقولة أصغر من مثيلتها في النظام الجنس لاشريشيا كولاى ، ولكن تحديد حجم الوحمة لا يكون بمعمرفة حجم الجزء المنتقل بل من حجم الجزء المدمج في المجموعة الارتباطية للعائل وقد سميت هذه الظاهرة « بالاستقطاع » • وتدل الدراسات على مجموعة من طوافر عبوز السيستين (ديسرك وبلومستراند وديسرك ١٩٥٥) على أن الوحدة المدمجة قد تكون في بعض الحالات أصغر من موقع وراثي واحد . ولكنه رغم ذلك كبير للحد الذي يكفي لأن يكون مسئولا عن استقطاع أليل مفرد • غير أن هذه الناحية المعينة من الموضوع لها أهمية خاصة بالتركيب البنائي للموقع الوراثي وسنؤجل استمرار بحثه الى باب قادم .

ولم يوضح للآن الطريقة التي يتم بها اقتناء كسرة كروموسومية عن طريق الاستقطاع من خلية واهبة الل خليه متسلمة · وحيث ان الجسزء الأعظم من المادة الوراثية للخلية الواهبة لا يمثل في الخلايا الانعزائية التي تنشأ بعد الاستقطاع فانه يجب فرض : (١) أنه اذا أدخلت المادة الوراثية في صورة مجموعة أحادية كاملة في زيجوت فلابد وأن غالبية الهيئة الجينية المنقولة تستبعد قبيل أو أثناء الاختزال أو (٢) أن جزءا فقط هو الذي أدخل من البداية · ويبين شكل ٨ – ١٤ عددا من الطرق المكنة للمج كسرة في كروموسوم للعائل عند وقت تكاثر الكروموسوم · وقد تكون عملية الادماج مباشرة أو عن طريق عبور مزدوج · وليس لدينا للآن دليل قاطع يسمح لنا بالاختيار بين هذين الاحتمالين ·

وتتمتع ظاهرة الاستقطاع التي وجلت بالسالمونللا تيفيموريم بخصائص معينة تماثل دعمليات التحول، التي تحدث في بكتيريا النيمو كوك (تسندر ١٩٥٣)، وقد هوتشكيس ١٩٥١، ١٩٥٥، يوفروسي _ تايلور ١٩٥١، ١٩٥٥) و وقد استحال الى الآن ، في الاستقطاع ، فصل المادة الوراثية التي تهبها خلية

عن البكتريوفاجة الناقلة لها , مما يترك شكا حول أمرين , هل المسادة المستقطعة تكون جزءا متكاملا من البكتريوفاجة ؟ أو هل البكتريوفاجة لاتتعدى كونها حاملا ينقل المادة الوراثية الى الخلية المتسلمة وقت حدوث العدوى ؟ غير أنه يلزم أن تكون المادة المستقطعة داخل الغلاف البروتيني للفيروس ، حيث ان الانزيمات لا تؤثر في المادة المستقطعة ولا في قدرة الفيروس على احداث الاستقطاع •



شكل ٨ ــ ١٤ : طرق محتملة يمكن بها ادماج الكسر المستقطمة التى يحبلها البكتريوفاج أو التى المُراحل التمهيدية أو التى دخلت كمنصر معول ، فى كروموسوم عائل بكتيرى • (فى القمة) المُراحل التمهيدية للانفسام وادخال الكسر فى الخلية المستقبلة (أ) ، (ب) ، (ج) الطرق الثلاث التى يمكن أن يعدث بها الادماج •

والموقف في بكتيريا النيموكوك آكثر وضوحا نوعا ما • فلا يدخل في الامر بكتريوفاج ناقل ، وأمكن استخلاص العنصر المحول في صورة عالية من النقاوة ، كما أمكن بيان أنها حامض نووى ديزوكسي ريبسوزي (DNA) وكما في الاستقطاع يتألف العنصر المحول من مواقع وراثية معينة ، تسهم بها خلية واهبة يمكن استخلاصها منها ، ثم تدمج في خلية عائلة كمادة يمكن

توريثها • فعلى المفهوم الوراثى هى استبدال أليل من العائل بأليل نظير له من الحلية الواهبة • فلا تكسب أو تخسر خلية العائل مواقع وراثية ولكنها تستبدل أحد الأليلات بأليل آخر •

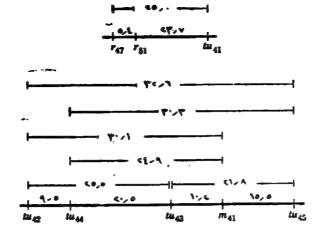
والمواقع التى يحدث بينها التبادل تكون دائما نظيرية و وبصحفة عامة ، لا يدخل فى أى عملية تحول سوى مواقع مفردة ولا يحدث التحول فى خلايا المزرعة بأكملها بل فى خلايا مفردة منها ولكن هوتشكيس (١٩٥٥) قد أشار الى أن بعض حالات التحول تشمل مواقع مرتبطة ، فمثلا تتسلازم المواقع الخاصة بمقاومة الاستربتوميسين وتخصر المانتيول فى عمليات التحول أكثر من المتوقع على أساس توافق حدوث تحول مزدوج فى وحدات مفردة مستقلة من DNA ولا يعرف على وجه التأكيد حجم جزى DNA اللازم لحدوث التحول ولكن كثيرا من العوامل التى توهن DNA مثل أشعة المناه البيولوجي كما المستنبة بمعدل حدوث التحولات وغيرها تقلل أيضا من نشاطه البيولوجي كما المستنبة بمعدل حدوث التحولات و

ومن الواضح أن عملية الاستقطاع في السالمونللا تيفيموريم ، وفي أشريشيا كولاى وفي شيجللا ديزنتري (لينوكس ١٩٥٥) وعملية التحول في بكتريا النيموكوك وهيموفيلاس انفلوونزي (تسامنهوف ١٩٥٢) تتفقال في الكثير ٠ وقد تكلم تسندر (١٩٥٣) في الواقع عن « الوراثة عن طريق العدوى في البكتيريا ، , ويتبين الدور الذي يلعبه DNA في الأنظمة الثلاثة من توضيح أن عدوى الخلية البكتيرية بالبكتيريوفاج لا تتضمن الا دخول DNA البكتريوفاج حيث يترك الغلاف البروتيني في الخارج (هيرشي وتشييز ١٩٥٣) . غير أنه لا يؤجد فيما ذكر آنفا ما يؤكد أن تكوين الاتحادات الجديدة بين الوحدات الوراثية في البكتيريا وفي الكائنات الراقية يتضمن أحداثا وأجهزة ذات طبيعة متشابهة • فتكوين الاتحادات الجديدة في كل منها مبنى على الآراء الخاصة بالجينات المرتبطة والتبادل بين الأجزاء النظيرة وهذه المسابهات تكفي لأن تنبيء بأن للبكتيريا كروموسومات تسلك بطريقة لا تختلف كثيرا عما في الأنواع الأخرى ، وبسبب أن أساس التبادل الوراثي في بعض البكتيريا مبنى على العدوى , بالمفارقة مع الاخصاب والعبور والانقسام الميوزي في الأنواع الراقية ، فانه يجب التزام بعض التحفظ عند بحث أي نظام لتكوين الاتحادات الجديدة (سترتفانت ١٩٥٥) • وكذلك فان تكوين الاتحادات الجديدة في

البكتريوفاجات تعرض أيضا مشكلات عند محاولة التوفيق بين الأحداث الوراثية في هذه « الكائنات » وبين النظام العام الذي يمكن تطبيقه على كل الأنواع •

وكان دلبروك وبيلى (١٩٤٦) هما اللذين اكتشفا ظاهرة تكوين الاتحادات الجديدة في البكتيريوفاجات و وتقع المواقع المعروفة في الطراز T4 ، الذي يعمدي اشريشيا كولاي ، في ثلاث مجموعات ارتباطية ويبلغ الطول الخريطي الكلي حوالي ١٠٠ وحدة (شكل ٨ ــ ١٥) ٠ كما تعرف أيضا ثلاث مجموعات ارتباطية في الطراز T2 (هيرشي وروتمان ١٩٤٩) ٠ ولكن من المشكوك فيه اذا كان من المكن اعتبار ذلك معادلا لوجود تسلائة كروموسومات منفصلة كما أوضح بيرنيت (١٩٥٥) ٠ وعلى آية حال فان الترتيب الطولي للوحدات الوراثية واضع ، وان هذه يمكن اعادة توفيقها لعمطي نسلا باتحادات جديدة الى جانب التوافيق الأبوية ٠ وكما هي الحال في الأنواع الأخرى تهيئ النسبة بين الاتحادات الجديدة وبين الطرز الأبوية مقياسا لقوة الارتباطات ٠

ومن المكن تصوير النظام الذى تتكون به الاتحادات الجسديدة فى البكتيريوفاج البكتيريوفاج التالى • عندما تحدث حبيبة مفردة من البكتيريوفاج العدوى لبكتيرة واحدة لا يقذف الى داخلها الا المحتوى الداخل من DNA • ثم يدخل البكتيريوفاج فى مرحلة تكاثر خضرية غير معدية يجرى خلالها تكاثر الفيروس وتكوين اتحادات جديدة بين الوحدات الوراثية (دورمان ١٩٥٣) • وفى النهايه تبلغ حبيبات الفيروس طور البلوغ وتتحلل الحلية البكتيرية وينطلق منها عدد يتراوح من عشرة الى عدة مئات من البكتيريوفاجات الجديدة ويتوقف العدد على مدة النمو داخل الخلية البكتيرية قبل الانحلال •



T4 شكل A=0: الترتيب الطول للبواقع في مجبوعات الارتباط في البكتريوفاج I الم تمثل المجبوعة I وهي تتألف الى تاريخه من طافر واحد I48 والمجبوعة الارتباطية I48 ممثلة في أعلى الشكل ، وتدل القيم المعددية على النسب المنوية للاتحادات الجديدة بين المواقع المرتبطة ، ومنه هي مجبوعة الارتباط التي درسها بنزر بالتفصيل (أنظر أشكال I47 - 1 و I47 - I5 وقد مثلت مجبوعة الارتباط I41 في أسفل الشكل ، والرموز المستعملة للطوافر هي : I42 بلاكات دقيقة و I5 تحلل سريع و I43 تمكير البلاك ،

جنول ۸ ـ ۱۹

النسسل الناتج من تلقيح ثلاثي العوامسل المرتبطة في البكتريوفاج T4 (دورمان ١٩٥٣) ٠ الفئسة ب تمثسل الاتحادات الجديدة الفسردة بين r و m والفئة د الاتحادات الجديدة المزدوجة بين m و r وبين r و v وبين r و v وبين r و v وبين r و v وبين ع

النسبة المثوية	العدد الكلى للبــلاكات	التركيب انعاملي	الفئة	الاتحادات
٥ر٣٣	757 V	mrtu	t	الأبوية
ار۳۶	4777	+ + +		
٠ره	۰۲۰	m + +	ب	الجديدة المفردة بين
٦٦ ٤	٤٧٤	+ rtu		nn و r

۲د۸	۸۰۳	mr_ 	الجديدة المفردة بين
۳ر ۹	970	++tu ,	tu 🕝 🖀
٦٦١	177	m+tu s	الجديدة المزدوجة
۷ر۱	177	+ r +	tu erou e m

ونحصل أساسا على نفس النتائج اذا درسنا الطرز والنسب المئوية للنسل المأخوذ من خلية بكتيرية واحدة منحلة أو من النسل المجمع من عدد من الخلايا المنحلة • غير أنه قد أمكن بيان أن معدل الاتحادات الجديدة يزداد كلما طالت مدة النمو التى تسبق الانحلال (ليفانتال وفيسكونتى ١٩٥٣) •

ومما له أهمية خاصة ، المساحدة بأنه اذا اشترك في عدوى خلية بكتيرية واحدة ثلاث حبيبات من البكتيريوفاج مختلفة التركيب العامل فانه يمكن الحصول من النسل على اتحادات جديدة بها جينات واسعة مشتقة من الطرز الأبوية الثلاثة جميعها (هيرشي وروتمان ١٩٤٩) • وقد أدى هذا الجزء من المعلومات ، بالاضافة الى ما سبق بحثه ، الى أن يقترح فيسكونتي ودلبروك (١٩٥٣) نظرية فرضية تفسر بصورة أساسية تكوين الاتحادات الجديدة على وجه مقنع •

وتفرض هذه النظرية _ وقد أوضع دورمان (١٩٥٣) صحتها _ أن البكترويوفاجات تصبح بعد دخولها الخلية غير معدية وخضرية فتتكاثر كوحدات ، وتتزاوج الوحدات المتكاثرة تكرارا في أزواج وبطريقة عشوائية في اختيار القرين ، ويحدث تبادل المادة الوراثية خلال عملية التزاوج وفي النهاية تبلغ الحبيبات المتكاثرة والجديدة في اتحادها طور بلوغها بتحولها من الحالة غير المعدية الى المعدية ولا تتكاثر أو تتزاوج البكتيريوفاجات وهي الحالة ألحبيبة الناضجة ، وعلى هذا فان تقدم عملية النضج يستنفد في حالة الحبيبة الناضجة ، وعلى هذا فان تقدم عملية النضج يستنفد بالتدريج مستودع التزاوج وبحلول وقت الانحلال تكون جميع الحبيباتقد نضجت ويمكن تفسير معدلات الاتعادات الجديدة الناتجة على أساس خس زيجات في المتوسط لكل حبيبة خضرية و

التجريبية التى صودفت للآن فى جميع دراستات تكوين الاتحادات الجديدة التجريبية التى صودفت للآن فى جميع دراستات تكوين الاتحادات الجديدة ولكن لا تعرف الحالة المادية لمجموعات الارتباط وقت التزاوج ، وكذلك لا تعرف ميكانيكيات النظام الذى تتكون به الاتحادات الجديدة ، وليس مؤكدا أن العملية تتضمن تبادلا للطورين الأحادى والثنائي المجموعة ، ولكنه من ناحية أخرى ، ليس من غير المعقول أن نفترض أن نظاما مناظرا للمعروف فى الكائنات الاخرى يجرى أيضا فى البكتريوفاجات ،

ومع ذلك فانه لاتزال ملاحظة واحدة باقية لا تنسجم مع النظسوية السابقة فقد اكتشف هيرشي وتشيز (١٩٥١) أن حوالي ١٨٪ من النسسل الذي ينطلق من بكتيرة واحدة مردوجة العدوى يكون خليطا لزوج معين من الأليلات ولا يبدو أن النسبة للافراد الخليطة ، أي ٢٪ ، تتوقف على الجينات موضع البحث ولكن تحليل الحالة يكشف عن أن عدم التماثل يكون لمقاطع صغيرة من خريطة الارتباط في كل حالة مفردة من الحالات فمثلا قد يكون بكتريوفاج مفرد خليطا للموقع ت ولكن ليس كذلك للموقع أ أذا كان هذان الموقعان طبيعيا ليسا وتيقي الارتباط ، أما اذا كان الجينانوثيقي الارتباط مثل الزوج ألم أنه الأفراد الثنائية المجموعة الأحادية الأليل ويذكرنا هذا الموقف بحالات الأفراد الثنائية المجموعة الأحادية الأليل الأصيلة ـ الخليطة في الاشريشيا كولاي (تيدربرج ١٩٥٥) ، الا أننا لا نزال غير متأكدين من درجة شدة الموازاة و

ولهذا يبدو أن عدم التماثل يتضمن حمل كسرة من المجموعة الارتباطية بالاضافة الى الهيئة الجينية الكاملة مما يشير الى أن تكاثر المجمسوعات الارتباطية قد يكون عن طريق تكاثر كسرات مفككة وليس عن طريق وحدات كاملة • ويمكن أن يفسر اعادة اتحاد هذه الكسر من جديد لتكوين مجمسوعات الارتباط الكاملة عند وقت النضج حدوث الاتحادات الجديدة ، كما اقترحه ليفنتال (١٩٥٣) •

وقد أوضحت الدراسات الحديثة لليفنتال (١٩٥٣ ، ١٩٥٥) ودورمان وتشير وشتال (١٩٥٥) دور الأفراد الخليطة وعملية التكاثر ويبدو الآن أن الأفراد الخليطة تنشأ نتيجة تزاوج حبيبات فيروسية غير متشابهة داخل الخلية البكتيرية العائلة ، وأن علم التماثل يرجع الى التكاثر المجزأ للمجموعات

الارتباطية والذي يجرى بطريقة تسمح بحدوث تداخل (تراكب) عنسه نهايات الأجزاء فتعطى مواقع مكرره في بعض أجزاء الجهاز الوراثي و ومن ناحية الوقت تتوسط الأفراد الخليطة بين البكتيريوفاجات الأصيلة المسدية وبين النسل ذي الاتحادات الجديدة ، ويكون حوالى ٢٪ من النسسل المنطلق دائساً حائزا تلحالة الخليطة و وصدا يشدير بكل قوة الى أن المجموعات الارتباطية لا تتكاثر ككل بل في أجزاء (نظرية دورمان للتكاثر المجنوعات الارتباطية معتودع الجبيات المجنوئ أى وعلى مذا النحو تدخل كسر مجموعات الارتباط مستودع الجبيات الخضرية لكي تدمج في بكتيريوفاج آخذ في النضج قبل أن تتاح لها الفرصة في وصل نفسها الى باقي مجموعتها الارتباطية العادية ، وتكشف عن طبيعتها الخليطة عند التكاثر بعد أن تعدى بكتيرة أخسرى وحسنا التفسير يكمل ولا يحل محل نظرية فيسكونتي دئبروك الفرضية و

وعند محاولة تقييم الأنظمة الوراثية التى تعمل فى البكتيريا والبكتيريوفاجات يجب ادراك أنه يوجد ميل طبيعى جدا الى دفع الحقائق التجريبية وصوغها فى طابع قدنشأ من معلوماتنا عنصور كالذرة والدروسوفلا غير أن باحثى وراثة الكائنات الدقيقة كانوا على حق فى تحرزهم من تفسير بياناتهم ، بصفة عامة ، على النحو السائد المعروف و وفيما يتعلق بتكوين الاتحادات الجديدة ، فمن جهة تجعل الكثير من المسابهات التطابق طبيعيا ، غير أن الآختلافات ، من ناحية أخرى ، بالاضافة الى المرونة التطورية المعروفة عن الكائنات تلقى اشارة تحفظ للتحرز من اعتبار نظام عام لتكوين الاتحادات الجديدة يفسر السلوك الوراثى فى كل الكائنات وربما يكون باحثو وراثة الكائنات الدقيقة قد صادفوا نظاما ليس له مثيل فى الأنواع التى قد استتب فيها كحالة ثابتة ، تبادل الطورين ، الأحادى والثنائى للمجموعة وفيها كحالة ثابتة ، تبادل الطورين ، الأحادى والثنائى للمجموعة و

كيفية حدوث العبـــور

لم تقدم الى الآن نظرية فرضية تفسر تماما وبصورة مقنعة الطريقة التى يحدث بها تكوين الاتحادات الجديدة بين الجينات أو العبور • وكما تدل الفصول السابقة فى هذا الباب , فان أى ميكانزم يقتسر يجب أن يفسر عملية تتأثر بكثير من العوامل الداخلية والخارجية ومع ذلك تظل فى نفس الوقت كنظام دقيق جدا للتبادل العكسى بين الكروماتين • ويحسن بنا

لأغراض اعادة التوجيه أن نعيد تلخيص أهم الطيروف التي يحدث فيهسا المبور:

- ا _ يحدث العبور في الكائنات الراقية أثناء الدور التمهيدي الميوزي ,غير أن ماتسورا (١٩٥٠) يحدد وقت حدوثه , على أساس أدلة سيتولوجية , في الدور الاستوائي المتأخر أو الدور الانفصالي في الانقسسسام الأول للعملية الميوزية ويحدث أيضا العبور في الخلايا الجسمية في الدروسوفلا وفي ميسليوم بعض الفطر (بونتكورفو ١٩٥٢) وحاضرا لا يمكن , الا عن طريق الحدس , أن نتكهن عن الفترة من دورة الحياة في البكتيريا أو البكتيريوفاجات التي يحدث فيها تكوين الاتحادات الحديدة •
- ٢ في الكائنات الراقية والفطر , يسبق العبور تلاصق الكروموسومات النظيرة ولا تعرف للآن الظروف في الكائنات الدنيا , ولو أنه يكون من المنطق أن نفترض أنه يتضمن عملية مناظرة •
- ٣ ـ يتضمن العبور تبادلا في الكروماتين بين أثنين من الكروماتيسدات الأربع وبصفة عامة تكون هاتان الكروماتيدتان غير شقيقتين ولكن قد يحدث أيضا عبور بين الكروماتيدات الشقيقة (شوارتز ١٩٥٣ أ، ب و ١٩٥٥ أ) •
- العبور عملية دقيقة الى أقصى حد بحيث تكون نقطتا التبادل فى موقعين متماثلين والاستثناء فى ذلك عند حدوث عبور غير متكافى فى حالات التكرار الردفى العادى التوالى (التتابع) أو ، فى النادر جدا ، عند حدوث تبادل غير نظيرى *
- ه ـ يصاحب العبور طوابع للتداخل تختلف في قوتها على مدى طـــول
 الكروموسوم •
- ٦ ــ كما يعرض العبور طوابع عامة لمواضع وقوعه فانه يعرض أيضا طوابع نوعية خاصة تختلف من كائن الى آخر ٠
- ٧ ـ وأخيرا , فأن العبور يتأثر بعوامل شتى مثل , التركيب الجيني (ليغاين وليفاين ١٩٥٥) والحرارة والعمر والجنس والقرب من السنسترومير

وكمية الهتروكروماتين والتغيرات الكروموسومية • والأخسير قد يكون في الكروموسوم المختبر أو في كروموسوم آخر غير نظيري •

وتنقسم النظريات الفرضية التي قدمت لتفسير العبور الى ثلاثة أنواع :

۱ ـ « النظرية الكلاسيكية » لساكس و « النظرية الكلاسيكية الجديدة »
 التسورا وهاجا التي اشتقت أخيرا من الأولى *

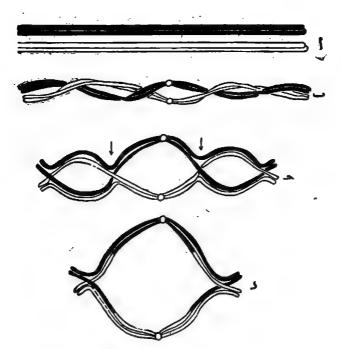
٣ ـ و نظرية الطراز الكيازمي الجزئي ، ليانسنز ودارلنجتون ٠٠

٣ _ « نظرية بللنج » التي تعتبر العبور وتكاثر الكروموسوم كعمليتين وثيقتى الاتصال •

ولا تختلف كثيرا « نظرية الحدود » لهوايت (١٩٥٤) عن نظرية دارلنجتون ٠

وترتكز النظرية الكلاسيكية أو نظرية المستويين (ساكس ١٩٣٢ ب) على الفرض بأن الكيازما لا تمثل عيود إلى على العكس أن العبور ينشسا عند انفصام اجدى الكيازمات وأن الاتحادات الجديدة انما هي نتيجة التحام الأطراف المنفصية (شكل ٨ – ١٦) - وعندما يقف التجاذب الموجود في الدور الضام ، يبدأ الدور الانفراجي نتيجة لذلك وتعتبر الحلقات الانفراجية في كل وحدة تزاوجية ثنائية متهادلة فتكون اختزالية ثم انشطارية وهكذا وفي أن تكون الحلقة التي بها السنترومير اختزالية دائما وفي الحلقية وفي الاختزالية تجثم الكروماتيدتان الشقيقتان مصاعل جانبي الحلقة ومع تقلص الحلقة الانشطارية تجتمع كروماتيدتان غير شقيقتين على كل جانب ومع تقلص الحروموسومات وزيادة تقوس الحلقات ينشأ توتر يتسبب في انفصيام الكروماتيدتين عند موضع الكيازما ويترتب على اعادة التحام الاطراف المنفصية للكروماتيدتين فقد احدى الكيازمات وحدوث المبور و

وتفتوض النظرية الكلاسيكية الحديثة (ماتسورا ١٩٤٠ ، ١٩٥٠ و هاجاً ١٩٤٤) ، وهي صورة حديثة معدلة من القديمة ، أن الكيازما التي تشاهد سيتولوجيا ليس لها أية علاقة بالعبور • وتعتبر أن الكيازمات ترجم الى الانفيراج العشوائي لأقواس الحلقات في أزواج من الكروماتيدات • ولكن جيث أن الماخوذ به هو أن احتمال الانقراج الانشطاري واحتمال الانفراج

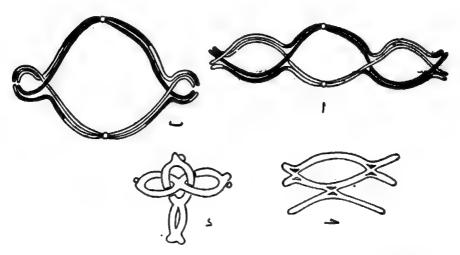


شكل ٨ - ١٦: النظرية الكلاسيكية للمبور أو نظرية المستويين (أ) الكروموسومان النظران مبينان منفصلان • (ب) وهما في حالة التفاف نسبي في الدور الضام • (ب) وهند الفراجهما في الحدور الانفراجي • وتظهـر الكروماتيدات الشقيقة متضماحة في الحلقت السنتروميرية أما في الحلقتين المجاورتين لها فان الكروماتيدات التضامة غير شقيقة • وتوجد اربعة كيازمات ولكن لم يحدث عبور بعد حيث المفروض أن العبور يحدث عند المعطقتين المشار اليهما بالسهمين لكي تعطيا التشكيل المبين في (د) في الدور الاستوائى • وطبقا لهذه النظرية تزول الكيازمات عند حدوث العبور • وعلى هذا اختزل عدد الكيازمات من اربعة الى اثنين •

الاختزالي يتساوى في أى موضع على مدى طول الكروموسوم بما في ذلك منطقة السنترومير ، فأن توالى الحلقات الاختزالية مع الحلقات الانشطارية هو الذي ينشأ عنه الكيازمات و وتنحل في بساطة عند انفصال الكروموسومات في الدور الانفصالي الأول الكيازمات التي لا يخترزل ، بصفة عامة ، عددها خلال تقدم الانقسام الميوزي من الدور الانفراجي الى الدور الاستوائي ، والتي كان من الواجب ، بحكم الضرورة ، أن يختزل عددها لو أن النظرية الكلاسيكية كانت ضحيحة و ولادخال العبور في الصورة اقترح ماتسورا أنه يحدث عندما يتحول حلزون به التفاف نسبى للكروماتيدات الى نظام حلزوني متواز في الدور الانفصالي الأول وهذا يعنى أن العبور يقم بطريقة ظاهرة فقط عندما تكون

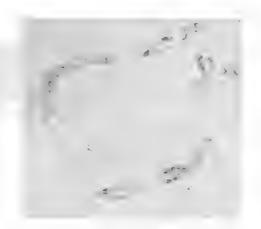
كروماتيدتان غير شقيقتين متحدثين معا عند الدور الانفصالي , ولكن هذا يعنى أيضا حدوث عبور واحد على الأقل لكل التفاف • وهذا يستلزم نسبة من العبور أعلى بكثير من المعتقد الحصول عليه • ولهذا فان النظرية الكلاسيكية الحديثة لم تلق الا قليلا من القبول العام •

وأصلا ، اقترح يانسنز (١٩٠٩ ، ١٩٢٤) نظرية الطراز الكيازمى الجزئى أو نظرية المستوى الواحد لتفسير منشاً الكيازما · غير أنها قد وسعت وأيدها آخرون وعلى الأخص دارلنجتيون (١٩٣٤ ب ، ١٩٣٥ ، ١٩٣٥ على الأخص دارلنجتيون (١٩٣٤ ب ، ١٩٣٥ على العرب أنها تجمع على نحو بديع المشاهدات السيتولوجية والوراثية في صورة متكاملة • وفيها تعتبر الكيازما المكافى السيتولوجي للعبور وأنها نتيجة لحدوثه بين كروماتيدتين غير شقيقتين ، أى ان تبادل الكروماتين هو الذي يؤدى الى تكوين الكيازما (شكل ٨ ـ ١٧) • ولما كان العبور يصاحبه تبادل في الكروماتين كما بينه سترن (١٩٣١) وكرايتون وماكلنتوك (١٩٣١) فان العلاقة بين الكيازما



شكل ٨ ــ ١٧ : نظرية الطراز الكيازمى الجزئى للعبور أو نظرية المستوى الواحد • يمكن تطبيق (أ) و (ب) من الشكل السابق هنا ولكن فى (أ) من هذا الشكل نرى أن العبور قدحدت نطبيق أربعة كيازمات • وفى (ب) قد حدث بعض الانزلاق للكيازمات الى الأطراف • وفى (ب) أحد طرز الوحدات التزاوجية الثلاثية ، وفى (د) وحدتان ثنائيتان متداخلتان وكلا (ج) و (د) يستحيل تحقيقهما طبقا للنظرية الكلاسيكية حيث ان هسنده النظرية تفترض أن حلقات الدور الانفراجي تكون اختزالية ثم انشطارية بالتبادل • وتهيى • كل من (ج) و (د) برهانامقنعا على أن الكيازما هى العديل السيتولوجي للعبور •

والمعبور قد اكملت المسورة الوراثية السيتولوجية • غير أن كوبر (١٩٤٩) من ناحية أخرى بين أن تشكيلات شبيهة بالكيازما تتكون في خلايا النيوروبلاست وفي الحلايا الأمية الاسبرمية في الدروسوفلا ميلانوجاستر حيث لا يحدث عبور (شكل ٨ – ١٨)، مما يشير الى: (١) أن الكيازما ليست دائما ودون شك نتيجة للعبور • و (٢) أن بعض الكيازمات قد يتكون عن طريق انفراج حلقات انشطارية كما تفترض النظرية الكلاسيكية لساكس • غير أن أغلب الأدلة يرجح أن الكيازما والعبور ماهما الا تعبيران مختلفان لحدوث تبادل في الكروماتين (براون وزوهاوي ١٩٥٥) •



شكل A = 10: المرحلة المتوسسطة في الدور التبهيدي في خلايا الديوروبلاست في اناث الدروسوفيلا ميلانوجاستر بالتركيب \overline{X} \overline{X} مبينة التزاوج الميتوزي والكيازمات وبوجه خاص في كروموسوم X الملتحمين والكروموسوم الثالث X هو كروموسوم X محود • وتعشيل ختى ت اختناقا ثانويا لا يتصل بتكوين النوية ، في المغراع اليسرى للكروموسوم الثاني • المناطق الداكنة الاصطباغ هي الهتروكروماتين المجاور للمستروميرات •

والجدول ٨ ـ ٢٠ يوضع العلاقة بين الكيازمات والعبور في الذرة وعلى أساس أن كل كيازما هي تبادل بين اثنتين من الكروماتيدات الأربع فان كل واحدة منها تقابل ٥٠ وحدة خريطية من العبور الوراثي فمتوسط كيازمتين للوحدة الثنائية يعطى طولا خريطيا قدره ١٠٠ وحسدة ٠ ومن الممكن اذا أن نحسب الأبعاد الخريطية من معدلات حدوث الكيازما ٠ ومن الجدول نجد أن الأطوال العبورية المشاهدة لكل من الكروموسومات العشرة أقل من الأطوال المحسوبة من معدلات حدوث الكيازما (حيث ان الكروموسوم رقسم واحد

هو أطول الكروموسومات فقه أعتب طوله الباكيتيني ١٠٠ وأخذت أطوال الكروموسومات التسعة الباقية بالنسبة له) • غير أن هذا منتظر على أساس مناطق الكروموسومات التي لم يتم توقيعها بعد في الحرائط والعبور المزدوج. فالطول العبوري (الوراثي) الكلي المتوقع هو ١٣٥٠ وقد بلغ الطول العبوري الكل المشاهد في عام ١٩٣٤ عندما قام دارلنجتون بعمل حساباته الأول مرة ٦١٨، ولكنه زاد مع الزمن فوصل في سنة ١٩٥٠ الي ٩٠٤ · فهناك اذا تقارب تدريجي نحمو التناظر المتكافى، (١:١) بين الكيازما والعبور , وذلك مع التقدم والتحسين في توقيم الحرائط للكروموسومات ، وقد تأيدت وجهة النظر هذه من دراسة بيدل (١٩٣٢ أ) لمعدل حدوث الكيازما ومعدل حدوث العبور فيمركب انتقال في الذرة • ففي منطقة وسطية تقع بين السنترومير وموضع الانتقال كان معدل حدوث الكيازما ٢٠٪ يصاحبه ١٢٪ عبور ٠ على أن بيدل قدفرض أن الاحتمال متساو لكل من التوزيعين المتبادل والمتجاور _ ١ لكروموسومات حلقة الانتقال الرباعية ، وهذا فرض قد يكون صحيحا ولكن للآن لم يثبت ذلك نهائياً • ونتيجة لهذا , نجد أنفسنا نواجه بيانات خاصة بهذه النقطة الهامة تشير بقوة الى صحة هذه العلاقة ولكنها ليست قاطعة ٠ غير أن دراسة براون وزوهاري (١٩٥٥) الحديثة تتفق جيدًا مع ما وجده بيدل سابقا ٠

فاذا التزمنا بالرأى بأن الكيازما دليل على العبور فان السؤال المتبقى يتعلق بالطريقة التى يحدث بها العبور • ولقد قدمت لتوضيح ذلك نظريتان فرضيتان عامتان : « نظرية الفتل » لدارلنجتون (١٩٣٥ ، ١٩٣٧) و « نظرية بللنج » (١٩٣٣) التى تربط العبور بتكاثر وتكوين الكروماتيدات الجديدة •

جدول ۸ ـ ۲۰ التلازم بین الطول الباکیتینی ومعدل حدوث الکیازما والطول العبوری لکروموسومات اللرة (دارلنجتون ۱۹۳۴ ب)

الطــول العبوري			معدل حدوث	الطول	
المشاهد* ۱۹۵۰	الشاهد ۱۹۳٤	المحسوب	الكيازما	الباكيتيني	رقم الكروموسوم ـــــــــــــــــــــــــــــــــ
107	1.7	۱۸۷	٥٦ر٣	١	١
١٢٨	٥٨	174	4740	۲٨	۲
171	97	10.	۰۰ر۳	٧٨	٣
111	۸۰	18Å	۱۹۰ ۲	77	1
٧٢	٤٤	١٤٨	٥٩ر٢	٧٦	•
٦٤	20	11.	۲۰۲۰	٣٥	٦
97	• •	174	٥٤ر٢	71	V
47	۲.	174	7)20	71	Å
٧١	70	11.	۲۰۲۰	94	9
٥٧	٦٨	٩٨	۱۹۹۰	2.2	١.

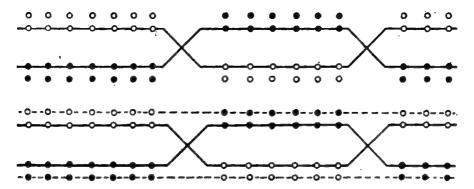
* من رودز (۱۹۵۰)

وتعتبر و نظرية الفتل ، أن كلا من الكروموسومين النظبرين ملتف نسبيا حول الآخر و وبسبب أنهما غير منقسمين فأن كلا منهما يجسذب الآخر كقرين لكى يشبع الميل الى التلاصق الثنائى مثنى مثنى م غير أن التماسك الطولى والتوازن التزاوجى يختلان عنهما تتكون الكروماتيسدات الجديدة حيث أن تلاصق الخيوط مثنى مثنى سيكونعند ثذبين الكروماتيدات الشقيقة وليس بن الكروموسومين النظيرين ويستبدل التجاذب الذى كأن موجودا بن النظيرين بتنافر يدفع كلا منهما بعيدا عن ألآخر ولكن حيث أنهما ملتفان نسبيا الواحد منهما حول الآخر ، فأنه يتكسون نتيجة لذلك قوة فأتلة تنتهى بانفصام كروماتيدتين غير شقيقتين و وتتيجة لتحرك الكروماتيدات المنفصمة ينفك الالتفاف النسبى وتخف القوة الفاتلة وعند التحام الأطراف المنفصمة ثانية ، يحدث العبور اذا كان الالتحام بين اثنتين غير شقيقتين .

ويجب ادراك أن نظرية الفتل ما هي ألا جزء من النظرية الأعم والنظرية الكهربية الاستاتيكهربية) للسلوك الكروموسومي ، التي قسما دارلنجتون (١٩٣٧ أ) , وهي نظرية تفترض وجود قوى استاتيكهربية للتجاذب والتنافر • ولم يتع للآن بيان هذه القوى تجريبيا , وكثيرا ما كان وجود هذه القوى موضعا للشك • فمثلا يمكن تفسير الانزلاق الطرفي تفسيرا مقبولا معادلا بوسائل أخرى غير قوى التنافر التي افترض وجودها دارلنجتون (سوانسون ١٩٤٢ ب) • ولهذا فان نظرية الفتل قد أصبحت اليوم أقل استساغة منها عندما اقترحت أولا •

ويمكن التغلب على صعوبة تفسير منشأ العبور المزدوج من الطرازين الثلاثى والرباعى المخيوط على أساس نظرية بللنج بافتراض امكان حدوث عبور شقيقى بين العبورين اللاشقيقين (شكلا ٨ - ٢ و ٨ - ٣) * فمثل هذا الحدث يحول حالات العبور المزدوج من الطراز الثنائى الخيوط الى الطرازين الثلاثى والرباعى الخيوط * وكما أشير فى فصل سابق قد بين شوارتز (١٩٥٣ ب ، ١٩٥٥ أ) أن هذه النظرية تتفق مع الحقائق التجريبية فيما يتعلق بالعبور الميتوزى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الملتحمسة فيما يتعلق بالعبور الميتوزى فى اناث الدروسوفلا ميلانوجاستر الملتحمسة

الكروموسومين X • وتشير هـــنه البيانات الى أن العبورين الشسقيقى واللاشقيقى ظاهرتان مختلفين •



شكل ٨ ـ ١٩: نظرية بللنج للعبور التى تعتبر أن العبور متصل بعملية تكاثر الكروموسوم، (أعلى) الكروموميرات وقد تكاثرت ولكن لم تتم بعد الاتصالات فيما بين الكروموميرات وأسفل) بعد تكوين الاتصالات الجديدة بين الكروموميرات واتمام حدوث العبور والدوائر السوداء تمثل الكروموميرات الأمية والحط المستمر الاتصالات المديمة والحط المستمر الاتصالات المديمة والحط المتقطع الاتصالات الجديدة وطبقاً لهذه النظرية تعتبر نشأة الكروماتيدة الجديدة عملية ذات شقين وتؤدى فقعل الى عبورات مفردة ومزدوجة ثنائية الحيوط ومن المكن أن تحول عمليات العبور بين الكروماتيدات الشقيقة العبور المزدوج الثنائي الخيوط الى عبور مزدوج ثلاثي أو رباعي الخيوط كما اقترحه شوارتز (انظر شكل ٨ ـ ٢) و

ولا تزال الطريقة التي يحدث بها العبور الشقيقي وهي عملية تشمل كروماتيدة جديدة وكروماتيدة قديمة باقية كلفز ولكن الرأى بأن تكوين الاتحادات الجديدة بين الجينات ظاهرة تتصل بتكاثر الكروموسوم يكتسب تعضيدا من طراز الوراثة عن طريق العدوى المعروف في البكتيريا والبكتريوفاجات حيث تدمج أجزاء من مجموعة ارتباطية في الجهاز الوراثي للخلية العائلة (شكل ٨ ـ ١٩) ومن العسير فهم مثل هذه الظاهرة على أساس قوة فاتلة ولكنها تصبح قابلة للفهم ومعقولة اذا اعتبرنا أنها تتضمن عملية تكاثر و

وسيتبين أن المناقشة الحالية للعبور والتى ترجع على وجه مبدئي نظرية بللنج تفترض أن الكروموسومات تكون فردية الخيوط قبل التلاصق

فى حين أن الاقوال السابقة قد أشارت الى أن الكروموسومات على أساس المشاهدات السيتولوجية مزدوجة أو عديدة الخيوط فى الدور القلادى • ومن الصعب فى الوقت الحاضر التوفيق بين ماتين الوجهتين من النظر اللتين تبدوان مختلفتين • ولكن البيانات المتضاربة تساعد فى تأكيد أن معلوماتنا عن التركيب البنائى للكروموسوم وطريقة تكاثره وميكانيكية العبور بعيدة كل البعد عن أن تكون كاملة •

الباب الناسع

التغيرات في السلوك الكرومويويى

دلت الأبواب السابقة الخاصة بالانقسامين الميتوزى والميوزى على أن كلا منهما في غاية التعقيد • وكل من هاتين العمليتين ينفع ، على المستوى المورفولوجي ، كمثل بديع للتكامل البيولوجي في كل من الوقت والمكان • ولو أننا كنا نعلم عن الخلية في انقسامها ما فيه الكفاية فربما كنا نجد نفس الدرجة من التكامل أيضًا على المستوى الكيميائي والفيزيائي •

غير أن الحقيقة في أن انقسام الخليه ليس عملية واحدة تعنى أن الحطوات التي تجرى طبيعيا في تتابع منتظم معرضة للاضطراب ومفتوحة للهجوم ويمكن أن تهيىء المعلومات التي نجنيها من دراسة الخلايا المختلفة مفهوما أفضل للموامل التي تتضمنها العملية وعلاقة كل منها بالآخر واحدى طرق تناول الموضوع تكون بتعريض الخلية لشتى المؤثرات: العقاقيدر الميتوزية والاشعاعات ودرجة الحرارة المختلفة ودرجة نوعيه مفعول كل من هذه العوامل على الحصائص الفردية للانقسام هي التي ستعين فائدة كل منها وسنبحث هذه الناحية حين نتناول الموضوع في الباب التالى والناحية الأخرى لتناول الموضوع في الباب التالى والناحية الأخرى لتناول الموضوع في المواد غير العاملة والتغيرات التي تحدث طبيعيا في الانقسام الخلوى في المواد غير العاملة والتغيرات التي تحدث طبيعيا في الانقسام الخلوى في المواد غير العاملة والتغيرات التي تحدث طبيعيا في الانقسام الخلوى في المواد غير العاملة والتغيرات التي تحدث طبيعيا في الانقسام الخلوى في المواد غير العاملة والمناوي الموادي الموادية المؤلورة الموادية المؤلورة الموادية المؤلورة المؤلورة الموادية المؤلورة المؤلورة

والطريقة الأخيرة مفيدة لسببين : الأول ، أنه يمكن دراسة الأسباب الطبيعية للاضطرابات في سلوك الخلية والكروموسومات وكذلك نتائجها على الفرد بالذات وعلى العشيرة عبوما ، والثاني ، أننا نحصل على صهورة أوضع للحدود التي يمكن أن تصل اليها تغيرات عملية الانقسام الخلوى دون الاخلال بالهدف النهائي للعملية ، وهو بالذات انتاج خليتين شقيقتين منخلية أمية ، ومن ناحية تطورية ، فان هذه الطريقة أيضاً تسمح لنا بتصور المرونة الغائقة للعملية ، حيث أن التغيرات الجديدة المستحدثة وميكانيكياتها المكلة

المعوضة في الانقسامات الخلوية تكون غالبا غريبة لدرجة أجهاد الحيال عثى الحين الذي يجب فيه ادراك أنها خصائص لمجموعات أو أقسام كاملة من الكائنات و ولا يمكن للآن ادماج كثير من هذه الحقائق والمشاهدات في الصورة العامة للمعلومات الوراثية السيتولوجية بنفس التأكيد الذي نضع به القطع في ألفاز الصورة المجزأة ومن البين أن معلوماتنا لا تزال غير كافية للسماح لنا بالقيام بذلك ، حتى مع افتراض أن جميع قطع اللغز في حوزتنا ومع ذلك يجب ، في نفس الوقت ، أن نتابع العمل على فرض أن كل قطعة ستجد مكانها عندما تستكمل أجزاء اللغز التي تقل تفاصيلها وستجد مكانها

الانعزال الميتسوزي

كثيرا ما وصفت نباتات وحيوانات تعرض صفات وراثية متباينة في اجزاء مختلفة من نفس الفرد أله وطوابع التباين قد تصل في تنوعها الى ما يقرب من اللانهاية فقد أبلغ عن حالات للتقليم في لون الثمار والأزهار والموازيكية في يرقات الحشرات والتذنيث في الحيوانات وطوابع للبرقشة في الفراء والريش ففي النباتات التي يمكن تكاثرها خضريا كان كثير من الصفات المتغيرة يشمل جزءا كبيرا من النبات يسمع باكثاره وتأسيس سلالات صنوية عن طريق المقل أو التزرير أو التطعيم فالكثير من الاصناف البستانية يرجع أصلها الى هذه الطرق من الاكثار من

وقد اختلف , على نفس النجو , منشأ التصنيفات فالبعض ينشأ الاوراثيا (بالمفهوم المندل) كالتغيرات التى تنشأ من العدوى بالفيروسات أو من عوامل سيتوبلازمية تؤثر على البلاستيدات الخضراء فى النباتات ، وأخرى يعتقد أنها وراثية , تنشأ بطرق شتى ، ويمكن أن يدرج الآتى ضمن الأسباب : الطفرات النسيجية (الكايمرات) وفيها تتجاوز أو تتداخل أنسجة من تراكيب وراثية أو كروموسومية مختلفة ، والانقسام الميتوزى الداخلي والاختزال الميتوزى اللذان يغيران الهيئة الكروموسومية فى الخلية والاخصابات الشاذة التى تعطى مذنئات أو موزايكات والعبور الميتوزى الذى يكشف التراكيب الخليطسة المستترة , واستبعاد الكروموسومات أو تكسرها والطفرات الجينية ، وقد يكون اتجاه الطفور الجينى من المتنحى الى السائد أو العكس ، على أنه يمكن يكون اتجاه الطفور الجينى من المتنحى الى السائد أو العكس ، على أنه يمكن فقط التحقق من السبب المباشر للتغيرات الجسمية ، عندها يشسمل

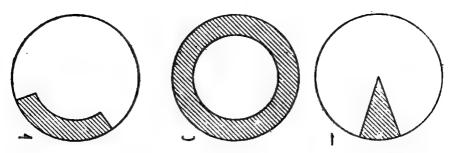
الانعزال جينات معروفة يمكن تتبع سلوكها • ولهذا السبب ستقتصر الحالات التي ستبحث هنا على الحالات التي يتوافر فيها الدليل الوراثي الكافي الذي يشير الى أن السبب المحتمل للتغيرات كروموسومي • ولهذا فانه يمكن تعريف الانعزال الميتوزى على أنه « العملية التي تؤدى عند الانقسام الخلوى الميتوزى الى انتاج خليتين مختلفتين وراثيا » • وستبحث طرز التغير التي تؤدى الى تغيرات تلقائية التكوين في الباب التالى مع أنه كان من المكن دراستها هنا على حد سواه •

الطفرات النسيجية (الكابهيرات)

يمكن وصف الطافر النسيجى على أنه « كائن ، وفي العادة نبات ، غير متجانس التركيب الوراثي في جميع أجزائه » (تشيتندن ١٩٢٧ ، كرامر ١٩٥٤) • فهو نتيجة لذلك يمكس عدم ثبات سابق للكائن أو جزء من الكائن • على أن المصطلح قد اتخذ في استعماله ، مع مرور الوقت حدودا أضيق • وينظر الآن الى الطفرات النسيجية على أنها « النباتات التي تشمل جنبا الى جنب ، أنسجة مختلفه التركيب الوراثي الواضح » •

وبوجه عام ، فان معظم الطفرات النسيجية التى وصفت فى المراجع هى التى يسهل ادراكها عن طريق مظهرها المورفولوجى الواضح ولكن باكتشاف طفرات نسيجية لا يمكن ادراكها الا على المستوى السيتولوجى أصبح من الواضح أن بعض الكائنات التى تحتوى على طفرات نسيجية قد يعوزها وجود الفروق المورفولوجية وربعا كان الموزايك أقرب عديل فى الحيوان للكايمرا فى النبات على أن المصطلح « موزايك » يستعمل نباتيا ، وبالأخص بالمدلول الوراثي ، فى وصف الكايميرا التى تنشأ نتيجة تغير وراثى متكرر يؤدى الى طوابع مورفولوجية غير منتظمة وحيث أن الأنسيجة ، وليست الخلايا الفردية ، هى التى تشترك فى التعبير النهائى للطفرة النسيجية (رغم وضوح الساس خلوى) فقد أمكن تمييز ثلاثة طرز عامة ، تعكس خطة تنظيمها الى حد معين ، طريقة نشأتها وطابع تكوينها و وهذه الطرز الثلاثة هى : قطاعية ، معين ، طريقة نشأتها وطابع تكوينها وهذه الطرز الثلاثة هى : قطاعية ، حلقية كاملة ، وحلقية جزئية (شكل ٩ ـ ١) •

والطفرة النسيجية القطاعية , كما قد يستدل من الاسم , نجد بها قطاعا نسيجيا في شكل (خرطة الفطير) يمتد من البشرة الى الداخل نحو مركز



شكل ٩ ـ ١ : تعثيل تخطيطى لثلاثة طرز من الطفرات النسيجية (الكايميرات) • (١) قطاعية (ب) حلقية (ج) حلقية جزئية • وقد تكون الطفرات النسيجية جينية أو كروموسومية من حيث نشأتها ويمكن بصفة عامة ادراكها من تغير المظهر •

الورقة أو الساق أو الجذر وتتصل جانبيا على الناحيتين بنسيج مخسالف لها وراثيا أو سيتولوجيا و وهذه القطاعات ثابتة نسبيا وتنمو الى الأمام مع نمو أو استطالة العضو وقد تتباين انفروع والجذور الجانبية التي تنشأ من هذه القطاعات تباينا واسعا في تركيب أنسجتها ويتوقف ذلك على مكان البوادي التي ينشأ منها الفرع أو الجذر بالنسبة للجزء القطاعي واذا كان النبات من النوع الذي يتيسر اكثاره خضريا فانه يمكن فصل وانتاج نباتات تكوينها الكامل من النسيج الطافر والكامل من النسيج الطافر

وربما تكون الطفرة النسيجيه الحلقية هي أعظم الطرز ثباتا حيث انها تتميز بوجود طبقة كاملة من النسيج بعمق خلية أو اثنتين أو أكثر تحييط بعضو معين • وكثيرا ما تكون الطفرة النسيجية الحلقية مكونة من بشرة خارجية فقط تختلف عن باقي النسيج في تركيبها الوراثي • وفي حالات أخسري قد يكون القطاع الطافر نسيجا داخليا مركزي الموضع أو واقعا بين طبقتين طبيعيتين •

وربما يكون الطراز الحلقى الجزئى هو أكثرها شيوعا ولو أنه أعظمها فى عدم الثبات من حيث استمرار اكثاره • ولا تشمل الطغرة على العمسوم سوى البشرة السطحية ولا تلتف حول العضو الا جزئيا • وحيث انه لا ينشأ من هذه الطبقة أثناء النمو غير البشرة فلا يمكن للنسيج الطافر آن يدخل فى بناء نسيج مولد للأبواغ أو فرع أو بوادى جذريه •

وربما يكون الكثير من الطفرات النسيجية التى يعتقد أنها قطاعية ، هي في الحقيقة من الطراز الحلقى الجزئى , حيث يمكن أن ينشأ هذا الطراز عن

طريق طفور آية خلية من التي تعطى نسيج البشرة في حين تتضمن نشاة الطرازين الآخرين طفور خلية قمية معينة تعطى الخلايا المتسلسلة منها قطاعا من عضو • ومن غير المحتمل أن تطفر أو تتغير أنسجة كاملة لانتاج الطفرات النسيجية •

وكثيرا ما أبلغ عن طفرات نسيجية من النوع التلقائي وبوجه خاص في الثمار والأزهار و ولا يمكن اكثار مثل هنه التغيرات مالم تشمل الأنسجة المولدة للأبواغ عير أنه يمكن ، من ناحية أخرى انتاج الطغرات النسيجية بسهولة والطريق الشائع استعماله في ذلك هو التطعيم وللطفرات النسيجية في السولانم أحمية خاصة في هذه الناحية و فقد أمكن من الأجزاء التي طعمت الحسول على غصون البشرة بها من أحد الأنواع وتعلو لبا داخليا من نوع آخر كما أمكن عن طريق استخدام مثل هذه الطرق دراسة التفاعلات بين الأنسجة وكذلك دراسة النواتج الجينية أو السيتوبلازمية القابلة للانتشار و

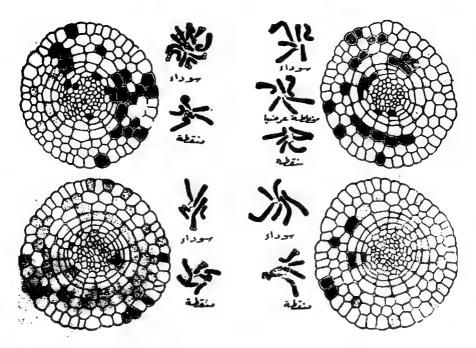
وللطفرات النسيجية الكروموسومية التي يمكن بها تمييز طــــرز كروموسومية واضحة الاختلاف ، أهمية مباشرة لباحث السيتولوجي • وقد وصفت أمثال هذه الطفرات في النيكوشيانا والسولانم والداتورا والكريباس • وقد أمكن استحداث المعروف منها في الداتورا , مثلا ، بمعاملة البذور النابتة بالكولشسين (ساتينا وبليكزلي وآفرى ١٩٤٠ ، ساتينا وبليكزلي ١٩٤١) ٠ ويمكن تمييز الطبقات المريستيمية الثلاث تبعا لدرجه التعدد المجمسوعي المستحدث • وقد كانت جميع الطفرات النسيجية من الطراز الحلقي • وحيث انه ليس من المكن التكهن باستحداث التعدد المجموعي في أي طبقة معينة • فان الطفرات الثمان والستين التي درست قد أعطت توافيق مختلفة من طبقات ذات ۲ن و ٤ن و ٨ن ، حيث كانت طبقة واحدة أو اثنتان أو ثلاث متعـــدة المجموعات • ولما كان حجم نويات دور الراحة يتناسب تقريبا مع درجة التعدد المجموعي فقد كان من المستطاع استخدام الخلايا التي في الدور البينيوكذلك الخلايا التي في دور الانقسام لتعيين مدى وطبيعة التغير • ومن الواضعة أن استخدام الأنسجة التي تتغير على هذا النحو في دراسات النشـــات التشكيلية ذر فائدة كبيرة • ولقد أحسن ساتينا وبليكزلي (١٩٤١) استخدام الطفرات النسيجية في الداتورا في شتى مشاكل التكوين •

وقد سلك برومفيلد (١٩٤٣ ب) سبيلا مختلفا بعض الشيء عنالسابق في دراسة النشأة التشكيلية عن طريق استحداث الطفرات النسيجية

الكروموسومية فقد عرض الأطراف الجذرية للكريباس أو الفيشيا فابا لأشهقة لآ واستحدث تغيرات كروموسومية غير مميتة – أغلبها انتقالات – في النسيج المرستيمي و وبتهيئته وسيلة و لوسم ، خلية قمية واحدة ثم تعيين طراز ومدى امتداد الانسجة الناشئة من هذه الخلية بعد فترات معينة من الزمن و وكانت أغلبية الطفرات النسيجية المستحدثة قطاعية ووجدت الهيئة الكروموسومية المعدلة في خلايا القلنسوة الجذرية والبشرة والقشرة والأسطوانة المركزية (شكل ٩ – ٢) وفي العادة كان حوالي ثلث أي قطاع عرضي يظهر به التغير مما ينبيء بأن ثلاث خلايا قمية على الأكثر ينشأ منها جميع الجذر خلف القمة ويرجع عدم وجود طفرات نسيجية حلقية الى طريقة المعاملة والى طراز النسيج ويرجع عدم وجود طفرات نسيجية حلقية الى طريقة المعاملة والى طراز النسيج بكاملها هي التي يرتفع فيها التعدد المجموعي الى درجة معينة تحت تأثير الكولشسين وليست الحلايا المفردة ومن ناحية أخرى ، فان السبيل الذي سلكه برومفيلد يكمل طريقه ساتينا وبليكزلي من حيث انه يهيى وسيلة لكشف التسلسل الجلوى ، ولكن يعيبه أن تطبيقه مقصور فقط على الأنسجة التي تحوى خلايا نشيطة في الانقسام و

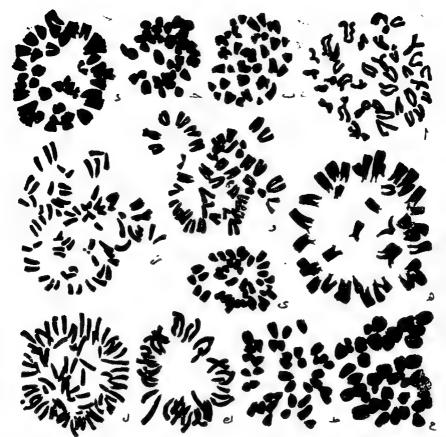
الانقسام الميتوزى الداخلي والاختزال الميتوزى

كان هناك اعتقاد ، كثيرا ما تكرر ذكره في المراجع القديمة ، فقد كانت الخلايا المتعددة المجموعات التي تحدث أحيانا متفرقة في كائن ، باقيخلاياه ثنائية المجموعة ، تعتبر كنوع من الشذوذ يمكن أن يرجع الى أخطاء في ميكانيكية الانقسام الميتوزى • وكان لكثرة شيوع وجود الخلايا ذات المجموعات غير الكتملة أو المتعددة المجموعات في الأنسجة الحبيثة (شكل ٩ – ٣) أثر في تركيز الاعتمام على مثل هذه الكشوف حيث بدا أن هذا التغير في العسدد الكروموسومي قد يكون السبب في الحالة الخبيثة • وقد هيأت المساهدات المتكررة لمثل هذه الخلايا في السنين الأخيرة القوة الدافعة الداعية الى دراسة أفضل تنظيما لهذه الظاهرة (ليفان وهاوشكا ١٩٥٣ ، تيجيو وليفان ١٩٥٤ب هسو ١٩٥٤ أ، ب) وكان من نتيجة ذلك أن أصبح لدينا الآن مفهوم أحسن كثيرا وان لم يكن كاملا عما يمكن أن يحدث لنويات الخلايا غير المنقسمة خلال عملية التميز والتكوين •



شكل P-7: طفرات نسيجية كروموسومية في الأطراف الجفرية لنبات كريباس كابيلاريس (أعلى الى اليسار) طفرة نسيجية قطاعية مكونة من خلايا ثنائية المجموعة (منقطة) وخلايا رباعية المجموعة (سوداء) \cdot (أعلى الى اليمين) طفرات نسيجية قطاعية مكونة من ثلاثة طرز مجموعية كروموسوميه استحدثت بالمعاملة بأشعة X (أسفل الى اليساد) طفرة نسيجية حلقية مكونة من طرازين مجموعيني كروموسومين \cdot (أسفل الى اليمين) طفرة نسيجية قطاعية مكونة من طرازين مجموعيني كروموسومين \cdot

وقد كان الاعتقاد في أن جميع خلايا الكائن , فيما عدا بعض الأحداث النادرة , يجب أن تكون بنفس التركيب الجيني والكروموسومي انبثاقا منطقيا من نظرية الكروموسومات للوراثة (هسكنز ١٩٤٧) • ولكنه كان من العسير من وجهة نظر علم الأجنة ادراك حدوث التميز في كائن خلاياه بصرف النظر عن النسيج التي هي فيه ذات طبيعة وراثية متماثلة • ومن المعروف الآن في الحشرات حيث بلغت دراسة الخلايا المتعددة المجموعات فيها درجة كبيرة من الكمال أن عملية التغير الهستولوجي بأسرها يصاحبها تغير منظم في الهيئة الكروموسومية للخلايا المكونة للعضو • فكل عضو له الدرجة الخاصة به من التعدد المجموعي • ولا يلزم أن يكون هذا بسبب وجود درجة موحدة من التعدد المجموعي بل بوجود نبط حيث ان بعض الأعضاء أو الأنسجة قد تتكون من طراز واحد من الخلايا في حين أن المبعض الآخر قد يعرض موزايكات من من طراز واحد من الخلايا في حين أن المبعض الآخر قد يعرض موزايكات من



شكل ٩ ـ ٣ : انقسامات ميتوزية داخلية في ورم استسقائي (ادينوكارسينوما 14.3) في الفار ٠ من (أ) ال (ج) الدور التمهيدي العادي ، مبكر ومتوسط ومتأخر ٠ من (د) الى (ج) الدور الاستوائي في خلايا منقسمة ميتوزيا داخليا ، من (ط) الى (ل) الدور الاستوائي العادي ٠

خلايا مختلفة تحوى درجات متباينة من التعدد المجموعي • وما زلنا الى الآن فى حاجة الى تقرير المدى الذى يتأثر به التميز الهستولوجى بدرجة التعدد المجموعي وذلك لأن هذا التلازم رغم وضوحه ليس مفهوما • غير آن الوجود المنتظم الى حد ما للخلايا المتعددة المجموعات في أنسجة كل من النبساتات والحيوانات قد بدد الرأى القديم باعتبار هذه الخلايا كنوع من الشذوذ •

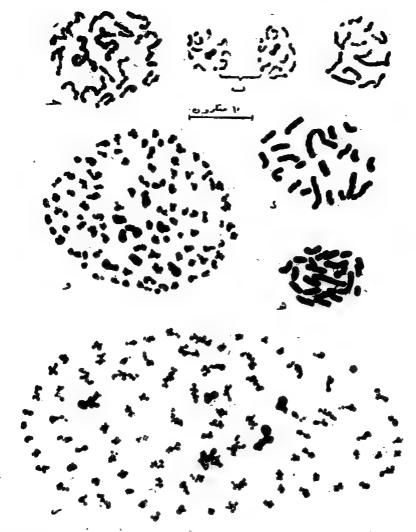
وانه لمن المعروف منذ ١٩٠٥ (نيميك) أن النويات المتضحمة في الأنسجة الوعائية في جذور بعض النباتات متعددة المجموعات وذلك بالرغم من

أن الخلايا المرستيمية كانت في وضوح ثنائية المجموعة ولكن الأمر طل كما هو حتى جاء جاكوبج وجايتلر ليقدما معلومات كمية عن الوضوح فقد أجريت دراسات جاكوبج (١٩٢٥) على الأحجام النووية وعند رصد الأحجام النووية مقابل تكرارها في أي نسيج من الأنسجة في رسم بياني وجد أن المنحني ليس من النوع المتصل ولكنه تميز بعدد من القمم أمكن بدورها بيان تناظرها تماما مع مضاعفات الحجم النووي كما بين أن اندماج نويات الخلايا المتجاورة لا يمكن أن يفسر الظاهرة وعلل جاكوبج ذلك بوجود موجات من النمو والانقسام الداخلي للمكونات النووية غير مصحوبة بانقسام نووي وبين هرتفيج (١٩٣٥) أن نفس الظاهرة تجرى عند نمو الخلايا المغذية في مبيض المدوسوفلا حيث أن نفس الظاهرة تجرى عند نمو الخلايا المغذية في مبيض المدوسوفلا حيث النووية تتناظر مع خلايا متعددة المجموعات ذات اثنتين وأربع وثمان وست عشرة واثنتين وأدبع وثمان وستين ومائة وثمان وعشرين من المجموعات وذلك على فرض أن كل مضاعفة للهيئة الكروموسومية كان يقابلها مضاعفة للهيئة الكروموسومية كان المتعدد المحورة المح

وقد بقى الأمر لجايتلر (١٩٣٧ ، ١٩٣٩ أ ، ١٩٤١) ليوضح الموقف سيتولوجيا ويعطى اسما للظاهرة • وقد أجريت هذه الدراسة مبدئيا على الأنسجة المختلفة لصرصور الماء , جريس لاتبراليس , وفيه العند الكروموسومي للذكر في الخلايا الجسمية ٢١ • والكروموسوم المفرد هو الذي يعين الجنس فالذكر من طراز XO ، وهذا الكروموسوم شديد البكنوزية في الخلايا الجسمية ولهذا فمن المتيسر تعيئ طبيعة التعدد المجموعي لأية خلية مباشرة وذلك عن طريق تحديد عدد الأجسام البكنوزية في نواتها (شكل ٩- ٤) وللخلايا في الفدد اللعابية نويات ضخمة ويصل التعدد المجموعي بها اليمستوى ٥١٣ و ١٠٢٤ . والي جانب هذا بين جايتلر أن عملية تكوين الحلايا المتعددة المجموعات يتوازى بدقة تامة ، إلى مرحلة معينة ، مع السلوك النووى في الخلايا الجسمية العادية ذات التركيب الثنائي المجموعة , فتأخذالكروموسومات في القصر نتيجة للحلزنة • ومع تقدم الدور التمهيدي تظهر بها الزيادة العادية في قابليتها للاصطباغ , غير أنه في الدور التمهيدي المتأخر تقف هذه العملية وتنفصل كروماتيدتا كل كروموسوم الواحدة عن الأخرى دون تحكم خارجي وتأخذ في حل حلزنتها • ولا ينحل الغشاء النووي ولا يكون هناك مفول. وعلى ذلك لا تتكون صفيحة استواثية ولا يبدو ما ينبيء عن وجود أيمن تحركات الدور الانفصالي , ولكن قد أتم هذا الانقسام الميتوزي الجزئي فعلا مضاعفة العدد الكروموسومى فى الحلية والواقع فى أن بعض الحلايا تحوى عدداكروموسوميا عاليا ، يدل على أن الحلية قد تدخل فى هذه العملية عددا من المرات وقد أطلق جايتلر على هذه العملية اسم و الانقسام الميتوزى الداخل ، مع الدلالة على أن التعدد المجموعى من هذا النوع فى الخلايا الجسمية يرتبط بعملية الانقسام الميتوزى الذى يوقر ، رغم أى نقص بها ، تضاعف الكروموسومات وانفصالها والاصطلاح و التعدد المجموعى الداخل ، ما هو الا مجرد وصف لهذه الحقيقةدون أن يشير الى الميكانزم التى تتضمنها ، كما هى الحال أيضا فى المصطلح المماثل و للتعدد المجموعى الميتوزى ، فى النويات الجسمية .

ومن الواضح الآن أنه يمكن للكروموسومات أن تتكاثر دون أن يجرى الى جانب ذلك انفصال الكروماتيدات الشقيقة والناتج في هذه الحالة هو كروموسوم « بوليتيني » (عديد الخيوط) في خلية تحتفظ بطابعها المجموعي الثنائي ونحن في هذه الحالة لسنا متأكدين أن التضاعف النووي يتلو ذلك حيث انه من العسير تعيين العرجة المضبوطة للحالة البوليتينية (تعسد الخيوط) والعقيدة العامة عن كروموسومات الغدد اللعابية في الدروسوفلا أنها بوليتينية (متعددة الخيوط) في طبيعتها و بينما نجد أمثلة أخرى في الخلايا المغذية في الدوروسوفلا (بينتر وريندورب ١٩٣٩) وفي خلايا الأمعاء في يرقات الناموس (برجر ١٩٣٨ ، ١٩٤١ وجرل ١٩٤٦) و

والواقع أن التمييز بين النتيجتين النهائيتين ، التعدد المجموعي الميتوزي في الحلايا الجسمية ، الذي يحتوى على كروموسومات عادية من حيث عدد الحيوط ، أو تعدد الخيوط في خلية ثنائية المجموعة ، يبدو أنه لا يتعدى تفرقة في الدرجة وكما أشار هوايت (١٩٥٤) أن تكوين كروموسومات الفدد اللعابية ذات الطبيعة البوليتينية (المتعددة الخيوط ، والتي توجد في أنسجة أخرى في المشرات ذات الجناحين) ، ما هي ألا حالة خاصة من الظاهرة العامة للتعدد المجموعي الداخل ويوجد في الخلايا المغذية في المدروسوفلا ما يمكن اعتباره مراحل انتقالية بين الانقسام الميتوزي الداخل والبوليتينية (تعدد الخيوط) في حزم منفصلة يتفق عددها مع عدد الكروموسومات الأصلية و أما التضاعفات في حزم منفصلة يتفق عددها مع عدد الكروموسومات الأصلية و أما التضاعفات ببقي دليل على انفصال الحزم وذلك حتى في الخلايا التي وصلت الى أعسل درجات التضاعف و



شكل 9-3: انقسام ميتوزى داخل فى خلايا جسمية فى مرصور الماء (جريس لاتبراليس) (1) دور تمهيدى (1) دور تمهيدى (1) دور تمهيدى (1) دور تمهيدى (1) دور المتواثى مبكر (1) دور الماء (1) دور المتواثى مبكر (1) دور الماء (1) دور المتواثى مبكر فى الأنثى (1) دور تمهيدى وتمين درجة التمدد المجموعى عن طريق عدد الكروموسومات الهتروبكنوزية (1)

وفي دراسة تالية بين هوايت (١٩٤٦ ب) أنه بالرغم من أننا ندرك أن تضاعف الكروموسوم هو الأساس في كلتا العمليتين ، فمن المكن عمليا

الاحتفاظ بالصطلحين منفصلين حيث أن البوليتينية (تعدد الحيوط) والتعدد المجموعي يمكن أن يوجداً معا في نفس الخلية، • وتتكون الفدة اللعابية في ذباب الأورام النباتية ، لستودبلوسس ، من خلايا من الطراز المعتاد الذي يحتوى على الكروموسومات البوليتينية التي توجد في الأفراد الأخرى لذات الجناحين غير أن الغدة تحتوى الى جانب هذه الخلايا ، وعند الجزء الصاعد من القناة اللَّعَابِية ، عَلَى خُلِية وَاحِدة ضَخَمة ٠ يَبِلغ حَجِمَها ١٥٠ في ٢٢٠ ميكروناوتحتوي على كروموسومات من الطراز البوليتيني الذي يوجد بالغدد اللعابية ولكنفي عدد مجموعي متعدد (٣٢ مجموعة) • ولا يعرّف ما أذا كانت البوليتينية هي التي وقعت أولا ثم أعقبها التعدد المجموعي أو أن العكس هو الذي تحصل • غير أن باور (١٩٣٨) يدعى نتيجة لدراسة للخلايا المغذية أنه يمكن أن تتحول النواة البوليتينية الى نواة متعددة المجموعات عن طريق الانقسام الطـــولى للكروموسومات دون فقد الحالة البوليتينية • ولا تتعارض الحقيقة في أن قطر الكروموسومات البوليتينية في الخلية الضخمة في اللســـتودبلوسس أصغر من قطر الكروموسومات في الخلايا المجاورة في الغنة اللعابية مع نظرية باور الفرضية بل يبدو من ناحية أخرى أن مقدرة الكروموسوم البوليتيني على الانقسام الميتوزي الداخلي ليعطى ضعف عدد الكروموسومات هو أمر قدثبتت صحته نهائيا وذلك من دراسات برجر (١٩٣٨) وجرل (١٩٤٦) على الامعاء اللفائفية لبعوض الكيولكس بيبينز • ومع أننا سنبحث فيما بعد دراساتيهما. أساسيا من ناحية الاختزال الميتوزي للعمد الكروموسومي (انظر فيما بعد) . فانهما قد بينا أن الخلايا التي تحتوي على كروموسومات بوليتينية يمكن أن يجرى بها الانقسام الخلوى وأنه يمكن تحويل الحالة البوليتينية الى تعسد مجموعي وذلك بانفصال الأجزاء المكونة للكروموسومات المديدة الخيوط بعضها عن يعض ثم انعزالها .

ولقد درست عملية الانقسام الميتوزى الداخلي على نطاق واسع , نوعا ما في النباتات وبالأخص في الأطراف الجنرية حيث يمكن دراسة عملية التميز , الى درجة من الدقة , كحدث متسلسل يمتد من قمة الجنر , حيث يجرى الانقسام دون انقطاع , ثم خلال منطقة الاستطالة ثم منطقة النضج و دراسة برجر (١٩٤١) لنبات الاسفاناخ , حيث يقتصر التعدد المجموعي الميتوزى في الحلايا الجسمية على النسيج المنشى و للقشرة (بريبلم) , تعتبر بصفة خاصة , مفيدة , (ويمكن أن يبين أن هناك تسلسلا معينا من قمة الجنر الى منطقة التميز) فتتدرج الخلايا من ثنائية المجموعة ال خلايا رباعية المجموعة ولكن الكروموسومات

توجد في أزواج (٤ن) ثم الى خلايا ٤ن دون تزاوج الكروموسومات ثم ثانية الى خلايا ٨ن مع تزاوج الكروموسومات • وتنبىء الأدلة بأن الانقسام الميتوزى الداخل عملية منتظمة وتجرى باستمرار مع حدوث الانقسام الميتوزى الداخل خلال الدور البيني للانقسامات وتوجد حالة مماثلة في الخلية المغذية (تابيتم) في الإسفاناخ ويتكاس (١٩٤٥) ولكن التعدد فيها لا يصل الى أكثر من الحالة الرباعية للمجموعة مي الرباعية للمجموعة هي الوباعية للمجموعة هي الوسطى في الفلقة وفي نشرة منطقة الانتقال بين جذور وساق البادرة والوسطى في الفلقة وفي قشرة منطقة الانتقال بين جذور وساق البادرة و

وقد رکز هسکنز والمشتغلون معه (هسکنز ۱۹۶۸ ، هسکنز وستاینتز ١٩٤٨) جهودهم على موضوع التعدد المجموعي الميتوزي في الخلايا الجسمية وعلاقته بالتميز • واستخدموا ، الى جانب نباتات آخرى ، ربو دسكالور ، وهو جنس وحيد النوع يحتوي على أجسام هتروكروماتينية (بوادي كروموسومات أو نويات أو هما معا) يمكن تتبعها في مراحل الدور البيني • وهذه تزيد في العدد في الأنسجة المتميزة في الجذر ، وكما بين جايتلر من قبل أن الزيادة تنشأ عن طريق انقسامات ميتوزية غير مكتملة لا تنقسم فيها الحلية ٠ وتكون النويات الردية المتكونة بعد هذه الانقسامات الميتوزية الناقصة متعبسددة المجموعات • وقد أمكن بيان أن هذا هو الواقم عن طريق تحفيز هذه الخلايا للدخول في انقسام ميتوزي بمعاملتها بحامض الخليك الاندولي وأمكن بذلك تعيين العدد الكروموسومي مباشرة • وعند اجراء هذا أمكن بيان أن عمليسة تكوين الكروموسومات البوليتينية غير متجانسة لجميع كروموسومات النواة الواحدة • أي ان البوليتينية في بعض الكروموسومات كانت أكثر منها في البعض الآخر ٠ أو غير متجانسة لكل خلايا النسيج ٠ وبدلا من وجودتضاعف مفاجى، في عدد الخيوط نجد تغيرا متدرجا من ثنائي المجموعة إلى رباعس المجموعة ومن رباعي المجموعة الى ثماني المجموعة • فاذا قوطع هذا التغير التدريجي قبل تمام عملية التضاعف جميعها فانه يعطى كلا من , أنسجة مختلطة لدرجات التعدد المجموعي وخلايا كروموسوماتها الفردية غير متساوية في درجة البوليتينية • ولقد بن ميكي (١٩٤٦ ، ١٩٤٧) أن هــذا الطراز من اختلاط الخلايا من حيث التعدد المجموعي حقيقي وموجود في النسيج الاسبرمي المولد في خصيات النطاط ، روماليا .

وعلى الرغم من أن العلاقة بين التميز والتعدد المجموعي الميتوزي في

الخلايا الجسمية قد تولى مناقشتها عدد من البحاث (انظر هسكنز وستاينتن (١٩٤٨) فان هذه العلاقة ليست واضحة و فنجد أن الخلايا ذات الوظيفة الافرازية كخلايا الفدد اللعابية , اما متعددة المجموعات (كما في الجيريس) واما أنها تحتوى على كروموسومات ذات طبيعة بوليتينية (كما في المدروسوفلا) ولكن انتشار وقوع البوليتينية (تعدد الحيوط) أو التعدد المجموعي الميتوزى في الخلايا الجسمية يشير الى ضرورة وجود تفسير آخر مخالف ويقترح هسكنز (١٩٤٣) أن التعدد المجموعي الميتوزى في الخلايا الجسمية وتعدد الحيوط يحدثان في أي خليه توقفت عن الانقسام وتحتفظ بوجود أيضى نشط ، وأن أبسط تفسير يمكن تطبيقه هو أنه يحدث تراكم الكروماتين أنشه في تكاثر الحيوط الكروماتينية وعلى هذا الأساس ، كلما طال بقاء الخلية دون انقسام زادت درجة تعدد الخيوط أو التعدد المجموعي والخلية دون انقسام زادت درجة تعدد الخيوط أو التعدد المجموعي و

وفى الوقت الحاضر لا يمكن أن نعتبر أن وجهة النظر هذه قد استتبت نهائيا ولكن ربما كان أكثر الأمور أهمية فى دراسات هسكنز هو السؤال الذى أثاره كيف يحتفظ بالعدد الزيجوتى دون تغيير ؟ ويبدو أن الجواب يقبع فى الخقيقة الواقعة بأن العدد الكروموسومى الأصلى يحتفظ به فى الأنسجة التى تنشط خلاياها فى الإنقسام ، وأنه لا يظهر ، كملاحظة أولى على الأقل أن العدد الزيجوتي يحتفظ به فقط عند استتباب التوافق الزمنى بين الانقسام الخلوى وتكاثر الكروموسومات فاذا صارت العملية الأخيرة فى سرعة آكبر أو توقف الانقسام الخلوى تماما ، ينشأ التعدد المجموعى أو تعدد الخيوط نتيجه لذلك ، أما اذا سار الانقسام الحلوى فى سرعة أكبر من التكاثر الكروموسومى أو اذا أما اذا سار الانقسام الحلوى بعد تحقيق التعدد المجموعى فالنتى يحدث هو الاختزال الميتوذى و ونحن نعرف الآن ، أن هذه هى الحال فى بعض الانسجة الميتوذى و ونحن نعرف الآن ، أن هذه هى الحال فى بعض الانسجة و

وعلى الرغم من أن الانقسامات الاختزالية ترتبط طبيعيا بعملية تكون الخلايا التوالدية في الحيوان وبعملية تكوين الأبواغ اللاجنسية في النباتات الراقية فانه يعرف بحدوث انقسامات ميتوزية اختزالية وتحدث هذه الانقسامات في النباتات على نحو فردى مبعثر ، وبقدر ما يمكن الحكم عليه ، دون أية علاقة بعملية تكوينية منتظمة أو تميز تركيبي و أما في الحالات القليلة للاختسزال الميتوزي التي أبلغ عنها في الحيوان ، نجد أن العملية منتظمة في البن الدقيقي ايسيريا برتشيزي ، وفي البعوض كيولكس وربما على نحو مبعثر بين كائن وآخر في أنواع أخرى و

وكان ميوز وشريدر (١٩٢٥ ، ١٩٢٧) أول من وصف اخترالا ميتوزيا يجري بنظام في حشرة البق الدقيقي ، ايسيريا برتشيزي ، والمعروف عن هذا النوع أنه يعطى ذكورا واناثا عادية وكذلك خناثا عاملة • والطراز الجنسي الأخير هو الذي يجرى فيه الاختزال الميتوزي عند تميز الخلايا الذكرية أثناء تكوين الفدة التناسلية في الجزء الداخلي منها • ومع أن النظام الذي يجري به الاختزال في هذه الخناث التي تشبه , في جميع الوجوه الأخرى , الاناث العاديه غير معروف ، الا أن الكروموسومات (الموجودة في النويات الأحادية المجموعة ممكن التعرف عليها والتحقق من تمثيلها لمجموعة إحادية كاملة • وتتكون كتلة من النسيج الأحادى المجموعة عن طريق التكاثر السريع لهذه الحلايا وتكون خلايا هذا النسيج الحلايا الأمية الأولية للاسبرمات وبغد ذلك يجرى بكل من هذه الخلايا انقسام انشطاري واحد لتعطى خليتين اسببرميتين ، وتطابق هذه العملية تماما تلك التي تجرى في الخلايا الأمية الاسبرمية في الذكور العادية الاحادية المجموعة • أما الخلايا الخارجية للغنة فتنمو الى سيبع مبيضي وبحدوث انقسام اختزالي في خلاياه , كما في الاناث العاديه تمامل , تعطى بيضات مختزلة • ويحدث احيانا أن تحاصر خلية ثنائية المجموعة داخل كتلة النسيج الأحادى المجموعة وقد تبدأ هذه الحلية تكاثرا سريعا وتكوينا . تماما كالذي يجرى في الخلايا الثنائية المجموعة العادية في النسيج المبيضي وكذلك الى درجة تكوين الخلايا المغذية التي تحيط بخلية أميه بيضية مبكرة. الا أن هذه الخلايا المحصورة سرعان ما يحل بها البوار وتختفي ٠

وقد درست الانقسامات الاختزالية (الميتوزية) في الغشاء الطسلائي للأمعاء اللفائفية في البعوض كيولكس بيبينز ، بمعرفة كل من برجر (١٩٤٨ ، ١٩٤٨) وجرل (١٩٤٦) وفي أثناء الجزء الأخير من حياة البرقة في البعوض وكذلك لساعات قليلة أثناء طور العذراء ينمو الغشاء الطلائي للأمعاء اللفائفية عن طريق زيادة الخلايا في الحجم دون حدوث تكاثر للخلايا ويكون قطر الخلايا في البداية من ٣ الى ٤ ميكرونات ولكنها تأخذ في الزيادة تدريجا حتى تصل أكبر الأقطار عند التحور ما بين ١٠ الى ١٧ ميكرونا ويبدأ تكوين الغشاء الطلائي للحشرة البالغة عند الساعة الثامنة تقريبا من حياة العذراء ويتم تكوينه عند الساعة الثانية عشرة الى الرابعة عشرة وفي خلال هذه الغترة تجرى الانقسامات الخوية لخلايا الغشاء الطلائي البرقي وليس من الخلايا البالغة من الانقسامات الخلوية لخلايا الغشاء الطلائي البرقي وليس من الخلايا

المجددة أو الأقراص التكوينية للحشرة البالغة · ويكون قطر الحلايا الطلائية الجديدة للحشرة البالغة أصغر من قطر الخلايا اللغائفية التي تشــــا منها ·

كان معروفا من مدة ، أنه يتكون في خلايا المعي الوسطى في البعوض مركبات من الكروموسومات المتضاعفة ودلت الزيادة التدريجية في حجب النويات أثناء حياة البرقة على أن عملية تكاثر الكروموسومات مستمرة ولكننا لا تعرك حدوث انقسامات اختزالية الا بعد أن أجريت دراسة للانقسسامات الخلوية في هذه الخلايا ذات التعدد المجموعي العالى ومع بدء عملية التحور نجد أن الأمعاء اللفائفية تتكون من عدد قليل من الخلايا الكبيرة ويرتبط حجم الخلية مع درجة التعدد المجموعي التي تصل اليها عير أن التعسد المجموعي يتحقق عن طريق التضاعف المتكرر للكرومونيمات أثناء دور الراحة ممتدا ، وبذلك لا يحدث انقسام ميتوزي داخلي على النحو الذي وصفه جايتلر وبينما نجد في المرحلة الوسطى لعملية التحور خلايا من أحجام كثيرة متباينة فاننا لا نجد عند نهاية هذه العملية الاخلايا من أحجام صغيرة جدا مع قليل جدا من الحلايا الكبرة الحجم و

وتجرى الانقسامات الاختزالية على النحو التالى: فى الدور التمهيدى يؤدى التكنف التدريجى للكروماتين الى تكوين ثلاثة أزواج من الكروموسومات الفليظة (ن= ٣ فى البعوض) • كل منها يحتوى على عدد من الخيوطيختلف من ٢ الى ٣٣، ومع حلول أواخر الدور التمهيدى نجد أن كلا من هذه الأزواج قد انفصل الى الوحدات المكونة له ، وبعد ذلك يظهر أن الخيوط النظسيرة تتحد عن طريق عملية تلاصق ميتوزية فى أزواج وتصبل الى القرص الاستوائى بهذه الحالة • وتحتوى الخلايا الكبيرة على ٢٤ أو ٤٨ من هذه الازواج مصطفة على القرص ثم يحل الدور الانفصالي وينفصل كل كروموسوم عن الآخر دون حدوث أى انقسام طولى آخر ، لتعطى خليتين شقيقتين بعدد مختسسزل من الكروموسومات • وتعرض الانقسامات التى تلى ذلك نفسالسلوك ،أى التكثف الكروموسومات • وتعرض الانقسامات التى تلى ذلك نفسالسلوك ،أى التكثف النخيوط النظيرة في الدور التمهيدى ، ثم انفصالها الى خيوط مفردة ، ثم تلاصق الآخر ليعطى اختزالا ثانيا • وفي النهاية تحتوى الخلايا الطلائية اللفائفية اللحشرة الكاملة ١٢ أو ٢٤ كروموسوما (٤ن أو ٨ن) بدلا من ٤٨ أو ٩٦ للحشرة الكاملة ٢٢ أو ٤٢ كروموسوما (٤ن أو ٨ن) بدلا من ٤٨ أو ٩٦ كروموسوما كانت موجودة أولا عند بداية عملية التحور •

ومن ذلك يبدو أن عملية تضاعف الكروموسومات ، التي تؤدى الى نشأة خلايا ذات طبيعة متعددة المجموعات , يتبعها نظام آخر معسوض ينصف باستمرار العدد الكروموسومي ويقترح برجر أن هذه وسيلة للوصول الى عملية تحور سريعة جدا لبعض الأنسجة المعينة ولكن بالرغم من أن الخلايا المتعددة المجموعات قد وصفت في كثير من الحشرات فأنه لا يعرف الى أي مدى ينتشر هذا النظام •

ولم يمر تفسير برجر للأحداث السيتولوجية في البعوض دون اعتراض (هوايت ١٩٥٤) • غير أل ما أجراه جرل بعد ذلك من دراسات لم يترك أي شك في صحة الدراسات الأصلية •

وقد هاجم هسكنز (١٩٤٨) وهسكنز واستينتز (١٩٤٨) موضوعي الاختزال والانعزال الميتوزى في الأطراف الجذرية للبصل (آليوم) والريو وفعن طريق المعاملة بحامض الحليك الاندولي ، استحثا للانقسام خلايا لم تكن لتنقسم أبدا في الحالات العادية وبينا أن كثيرا من الانسجة ذات طبيعة متعددة المجموعات وأنها أصبحت كذلك عن طريق عملية الانقسام الميتوزى الداخلي وأحيانا كانت توجد بعض الحلايا القليلة الأحادية المجموعة ، وقد أدى هذا الى سبيل تجريبي لاستحداث « انقسام ميوزى » ميتوزى ، حيث ان استعمال الحامض النووى الريبوزى أو ملحه الصوديومي بتركيزات من ١ الى المختزالية الميتوزية و وتشبه هذه الانقسامات تلك التي تجرى في الخلايا الميوزية في أن التلاصق يقع وينتهي الأمر بأن تنتظم الكروموسومات النظيرة الميزاوجة على الصفيحة الاستوائية ولا يزال الأمر يحتاج الى تحديد فيما اذا المتزاوجة على الصفيحة الاستوائية ولا يزال الأمر يحتاج الى تحديد فيما اذا المناه الانقسامات عواقب وراثية تنشأ من العبور والانعزال الميتوزى و

السيطرة الوراثية على انقسام الخلية

أينما نحصل على بيانات وراثية وافيه , نجد أن الحصائص العامة للوراثة في كل من النباتات والحيوانات ثابتة على نحو ملحوظ دائما • ففي الحيوانات الفقارية مثلا يبدو أنه لاتوجد أية انحرافات عن الطراز المندلي الصريح للوراثة عند دراسة جينات مفردة • ويمكن أن يقال نفس الشيء عن

كاثنات أخرى كثيرة وبالطبع قد بسطت هذه الحقيقة دراسة التوارث الى درجة كبيرة ويث يمكن استنباط القواعد الأساسية من التجارب التي تجرى على كائنات مناسبة ويمكن تطبيق النتائج المستخلصة بصفة عامة والى درجة معقولة من الثقة على الغالبية العظمى من الأنواع التي لا تصلح للدراسة المعملية وما من شك في وجود تبين وليكن الحسائص المسادية للانقسام الميوزي في أساسها وهي التلاصق والعبور والانعزال أبتست بعمل تعميمات من الواقع السيتولوجي الى التفسيرالورائي وبالعكس وقد أوضحنا هذا في الأبواب السابقة حيث ناقشنا عددا من الأنواع المختلفة عند بحثنا للحقائق التي تستند الى الورائة وأسسها المادية والسها المادية والمسها المادية والمادية والمادية والمادية والمادية والمادية والمادية والمادية والمادون والم

وعلى ذلك ، فانه يمكن النظر الى الانقسام الخلوى ، سؤاء كان ميتوزيا أو ميوزيا ، كسلسلة من الأحداث متناسقة فى كل من الزمان والمكان لكى تعطى نتيجة نهائية منتظمة : أى خليتين شقيقتين متماثلتين فى حالة الميتسسوذى وجاميطات متنوعة فى حالة الميوزى ، ومن المنطق أن نغرض أن عملية الانقسام الخلوى بأكملها تخضع لسيطرة شديدة نوعا لجينات معينة أو مجموعات من الجينات ، وذلك بالرغم من أن تقرير هذا كان يعتبر مستحيلا لولا الحقيقة بأن الجينات تطفر وأنه ينشأ نتيجة لطفورها اختلافات يمكن تتبعها سيتولوجيا واختبارها وراثيا ، وحتى فى الحالات التى توجد فيها انحرافات عن نظام طبيعى مالوف ، وتميز هذه الانحرافات مجموعة كاملة من الكائنات عن نظام طبيعى مالوف ، وتميز هذه الانحرافات مجموعة كاملة من الكائنات أن هذه الانحرافات الثابئة تخضع للسيطرة الجينية وانها قد وصلت الى مركزها الحالى العجيب عن طريق عمليات التطور ، وحيث ان هذه الانواع مستمرة فى التكاثر وصامدة للمنافسة فلا مناص من هذا الافتراض ،

وسنبحث في هذا الجزء فقط ، تلك الانحرافات التي ثبت أن السيطرة الوراثية عليها نتيجة تغيرات في جين واحد ، وأحميتها عظيمة من وجهةالنظر الحاصة بالنظم الحلويه ، فهي تقوم مقام تجربه بديعة الأحكام ، يختل فيها وجه واحد من أوجه الانقسام الحلوى ، فيمكن للباحث من هذا الاضطراب أن يبين أولا ، الاعتماد المتبادل بين الأجزاء والعمليات المختلفة في الحلية لاتمام الخلوى بنجاح وأن يعين ثانيا ، الأهمية النسبية للخطروات المختلفة في تحليل للانظمة التي تعمل داخل الحلية ،

الانقسام الميتوزي

التغيرات التى تطرأ على الانقسام الخلوى والتى تتسبب فيها الجينات الطافرة أكثر شيوعا , كما هو المتوقع , فى الانقسام الميوزى عنها قى الانقسام الميتوزى حيث أن العملية الأولى أكثر تعقيدا وتتسع فيها الفرص لأنواع الشدوذ أن تعبر عن نفسها • وأكثر من ذلك أهمية , الحقيقة فى أن الاضطرابات الكبيرة فى الانقسامات الميتوزية لا تلبث أن تودى بحياة الخلايا التى تحدث بها وتنتهى بموت الكائن • والمفروض ن استبعاد هذه الجينات من العشيرة يجرى بعدل سريع الى حد ما • ولا يتيسر للكائن أن يعيش حتى يمكن دراسة ظروف الاضطراب الا اذا كانت الاضطرابات فى الانقسام الميتوزى غير ضارة نسبيا فى آثارها أو أن تأثيرها لا يظهر الا غرارا أو تقع فى جزء/غير حيوى من الجسم •

واحسن الحالات التي يمكن فيها اكتشاف التغيرات في الخلايا الجسمية حى حيث يتيسر تتبع العوامل الوراثية الواسمة أو الصفات الجنسية بكل وضوح بحيث تعطى أدلة على الاحداث التي جرت و فالتذنيث (أي أن يكون الجسم خليطا من أجزاء مذكرة وأجزاء مؤنثة) المحكوم وراثيا من الحالات التي تنير الموضوع * وقد وجد مثل واضع في يرقات دودة الحرير ، بومبيكس موراي (جولد شنيدت وكاتسوكي ١٩٢٧ ، ١٩٢٨) • وينشأ التذنيث الذي يحكمه جين واحد مع الموزايكية الجسمية أثناء عملية الاخصاب نتيجه اختراق نواة قطبية بأحد الاسبرمات ونواة البيضة با ّخر ٠ وحيث ان الذكر في دودة الحرير عو الجنس المتماثل الجأميطات ، فأن جميع الاسبرمات تحمل الكروموسوم X ، ومم ذلك فقد تكون مختلفة وراثيا اذا كانت مستمدة من فرد خليط · أما النويات القطبية فقد تحتوى على الكروموسوم X أو الكروموسوم ٢٪ ، ومهما كان الأمر فان نواة البيضة تكون دائما مخالفة . أى أنه اذا احتوت النواة القطبية على الكروموسوم Y فان البيضة نتيجة للانعزال ستحمل الكروموسوم X أو العكس · وتغوص النواة القطبية بعد اخصابها ثانية في البيضة التي أصبحت مخصبة أيضا , وفيما يبدو تلعب دورا في التكوين يعادل النواة الزيجوتية • وهكذا يمهد الطريق لتكوين أفراد موزايكية ، مع ظهور الوزايكية في صفات أوتوسومية وكذلك في صفات جنسية ٠

وقد درس في الدروسوفلا ميلانوجاستر ضرب من الموزايكية من طراز

آخر , وقد يكون هذا الطراز هو السبب في الموزايكية على نحو أعلى كثيرا مما يعتقد بصفة عامة • وهذا هو طراز الموزايكية الناشيء منالعبور الميتوزي • والمفروض أن التزاوج الميتوزي للكروموسومات الذي تتميز به أنواع ذات الجناحين هو الذي يجعله ، باديء ذي بده ، ممكنا • ولكن العلاقة الفريدة بين العوامل د ضنيل الاشواك M » العديدة وبين مكان وحدوث العبور الميتوزي ظاهرة محيرة للفاية (سترن ١٩٣٦) • فالعبور الميتوزي يحدث في غياب العبوامل M لضنيل الأشبواك ، ولكن بمعدل أقل كثيرا ، وعند وجودها يؤثر كل منها على العباور الميتوزي على نحو خاص بكل منها . وعلى العموم ، فأن وجود « ضئيل » يزيد من حدوث العبور الميتوزي وأكثر ما يكون ذلك في ذراع الكروموسوم الذي توجد فيه ، كما أن عوامــل « ضئيل » ، الرتبط منها بالجنس تكون في تأثيرها أشد من الموجود منها في الاتوسومات · فمثلا Mm الموجود في الكروموسوم X يؤثر بشدة على العبور الميتوزي الى يمين « شائط sn » (۲۱٫۰) و بمعدل أقل الى يسار حذا الموقع $^{\circ}$ ومواقع $^{\circ}$ ضئيل $^{\circ}$ $^{\circ}$ الأحرى أقل نوعية في تأثيرها , ولكن في الحالات التي استخدمت فيها سلسلة من الجينات المرتبطة في تجربة واحدة أمكن بيان أن العبور كان أكثر حدوثًا بالقرب من السنترومير من عنب المواقع التي يزداد بعدما عنه ١٠ كما أن وجود كروموسوم ٢١ اضافي له تأثير في زيادة معدل العبور الميتوزي ، بالرغم من أن معدله بصفة عامة أغلى في الاناث منه في الذكور التي تتماثل في تركيبها الوراثي •

ومن العسير تصور كيف أن العوامل و ضئيل ، تحدث آثارها وغالبيتها ان لم تكن جميعها اقتضابات و وربما كان العبور سواء منه الميوزى أوالميتوزى، كما يقترح هوايت (١٩٥٤) ، يختلف تبعا للاطار البروتينى للكروموسوم وأن المواقع و ضئيل ، تؤدى عن طريق تأثيرها على البيئة الخلوية الى مثل هذه التغيرات سواء كانت نوعية فى الكروموسوم الذى تقع فيه،أو فى النواة بصفة عامة وحيث ان التأثيرات تكون أشد ظهورا بالقرب من السنترومير فانالشك يتسرب الى أن للهتروكروماتين دورا فى هذا الموضوع و وربما يكون التأثير الورائى للموقع وضئيل، هو أن تصبح المناطق الهتروكروماتينية أكثر لزوجة ، وأن هذه اللزوجة تكون أشد ظهورا فى الكروموسومات التى تحمل العامل ومن هذه الموقع دفئيل ، منها فى الكروموسومات الاخرى التى فى نفس النواة واذا تحقق مثل هذه الحال أثناء التزاوج الميتوزى فان فرصة العبور الميتوزى تزداد كثيرا دون شك و

ومن الجالات الأخرى للشذوذ الميتوزى المحكوم وراثيا ، حالة وصفت في الدروسوفلا سيميولانن (سترتفانت ١٩٢٩ ، واله ١٩٣٦) • فالجين «كلاريت، ca» (أحمر قرنفل) طفرة متنحية في الكروموسوم الثالث تعطى ، الى جانب تعديل لون العنى ، تأثرا أساسيا أثناء الانقسام الميوزي فتتسبب في شذوذ تكوين المغزل مما ينتج عنه عدم حيوية جزء كبير من البيض بسبب عدم انتظام الانعزال واستبعاد الكروموسومات • غير أن هذه التأثيرات تنتقل وتستمر في الأنسجة الجسمية اذ تظهر نسبة عالية من الأفسراد الشساذة والمذنثات بين النسل الناتج القليل نسبيا • وفي أول الأمر اعتقد سترتفانت أنه يمكن تفسير النتائج الشاذة على أساس فرض استبعاد أحد كروموسومي X خلال الانقسام الميوزي أو خلال أحد الانقسامات التفلجية (انقسامات البيضة المخصبة) الأولى , ولكن والد أمكنه أن يبين أنه الى جانب الانقسامات الشاذة التي تسببت في ظهور نويات متفرقة ، كان هناك أيضا اعادة ضم كروموسومات متفرقة الى نويات منتقصة أثناء الانقسامات التفلجية الأولى • أى أنه يحدث أحيانا , أثناء الانقسام الميوزي , أن يفشل الكروموسوم X (يمكن أيضا تتبع الكروموسوم الرابع وبيان أنه يسلك نفس السلوك) في الوصول الى أحد القطبين وبدلا من ذلك يكون حول نفسه غشاء نوويا منفصلا ثم تتحد ، فيما بعد ، هذه النواة بالنواة التي تجرى بها الانقسامات التفلجية ويمر الكروموسوم المفرد الى أحد القطبين • فاذا حدث هذا أثناء الأنقســـام التغلجي الأول نتج عن ذلك فرد مذنث ويعوز النسيج المنتقص الكروموسوم X (أو الكروموسوم الرابع) المستمد من الأم (تموت البيضات التي يعوزها الكروموسوم الثاني أو الكروموسوم الثالث حيث ان الكروموسومين ضروريان لتكوين المغزل) • ويؤثر الجين « كلاريت ca » على تكوين المغزل في الانقسام الميوزي والانقسامات التفلجية في الاناث فقط ولا يؤثر الاعلى لون العين في الذكور • ويوجد جين في الدروسوفلا ميلانوجاستر يظهر أنه نظير للجين د كلاريت ، في الدروسوفلا سيميولانز ولكنه عديم الأثر (على الانقسامات) في هذا النوع , ولكن هناك طغرة استحدثت بأشعة 🗶 تسمى و كلاريت اللانفصالية ، موجودة في الدروسوفلا ميلانوجاستر تحدث نفس أنواع الشذوذ التي يحدثها دكلاريت، الموجودة في سيميولانز (لويس وجنجاريلا ١٩٥٢) ٠

وهناك تغير ميتوزى آخر محكوم وراثيا ، هو الذي وجده بيدل (١٩٣١) أنى سلالة معينة من الذرة ٠ والمسئول عن الحالة هو جين متنع يعرف باسم « تعدد الانقسام الميتوزى po يعرف باسم « تعدد الانقسام الميتوزى و

السلالة طبيعى وتتكون رباعيات الأبواغ الصغيرة بانتظام وعند اقتراب موعد الانقسام الميتوزى آلاول للبوغ الصغير تنقبض الكروموسومات وتبدو في مظهر شبيه بالميوزى وقد لوحظت تكوينات شبيهة بالكيازما ومع أن الكروموسومات لا تنقسم فأنه تحدث انقسامات خلوية في تتابع سريعلتفصل الكروموسومات في خلايا صغيرة، ولا يحتوى كثير من الحلايا الاعلى كروموسوم واحد ، وقد توجد خلايا أخرى خالية من الكروموسومات حيث أن عدد الانقسامات قد يصل إلى خسة وبالطبع يكوو العقم تاملا ، ويتمتع مايقرب من ١٠٪ من الأكياس الجنينية بالحيوية ويتوافر بها مجموعة أحادية طبيعية مكونة من عشرة كروموسومات مما يشير إلى أن فعل الجين أثناء تكوين الأكياس الجنينية أقل شدة منه أثناء تكوين الأكياس

الانقسام اليوزى

لقد وصف عدد كبير نوعا من أنواع الشذوذ الميوزية المحكومة وراثيها (دارلنجتون ١٩٣٧ أ ، جدول ٦٢) • وهذه تؤثر على التزاوج والعبور وانقباض الكروموسومات وحجمها وتكوين المغزل • بل في الحقيقة ، على كل ناحية تقريباً يمكن تصورها من نواحي السلوك الميوزي يصبح أن تختل وكان جل ما درس ، بأعظم اتقان ، تأثيرات هذه الجينات في الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في النباتات • ففيها يمكن اكتشاف الاضطرابات بسهولة حيث يهنيء عقم حبوب اللقاح أول دليل على نوع عميق من الشذوذ • كما يظهر أيضا أناختلال عملية تكوين الأبواغ الصغرة أكثر سهولة من اختلال عملية تكوين الأبواغ الكبيرة • ويتبين هذا من الحقيقة في أن معظم التأثيرات الجينية التي تجمعت حول كل مايعرف بطرز د العقم الذكري أو السدائي ، تتميز بأن تعبيرها مقصور على الذكر ويظل تكوين الأكياس الجنينية الحيسة دون أي عائق • والمفروض أن حساسية الجاميطوفايت المذكس ترجع الى وجوده دون حماية نسبياً في الحالة الأحادية المجموعة بمقارنته مع الأكياس الجنينية المحمية • الا أن هذا لا يوفر الجواب الكامل حيث ان تعبير الكثير من هذه الجينات يظهر أثناء العملية الميوزية نفسها • وسنذكر هنا قليلا من حالات الشذوذ العديدة فقط

وقد كشفت دراسات بيدل في الذرة عن عدد من الاضطرابات الميوزية التي برهنت على أنها ذات أهمية كبيرة • وأحدها يعرف باسم و اللاتلاصقي

as (بيدل ١٩٣٠ ، ١٩٣٣ ب) ويؤثر على تكوين الوحدات التزاوجيسة الثنائية مما يترتب عليه وصول أغلبية الكروموسومات الى الصفيحة الاستواثية كوحدات أحادية بدلا من ثنائية ٠ وقد بين فحص الخلايا البوغية الأمية في الدور التشتتي خلايا تحتوي من عشرة الى صفر من الوحدات الثنائية. كما بين أن تجمع الوحدات الاحادية على الصفيحة الاستوائية وتوزيعها أثناء الدور الانفصالي فيما بعد غير منتظم ألى درجة كبيرة ، ومع ذلك فأنه تتسكون جاميطات مذكرة قادرة على الحياة وبدرجة تسمح بدراسة العبور في النباتات اللاتلاصقية الأصيلة • وقد أدت الحقيقة من أن التزاوج في الدور الضام ، وحتى في الدور التزاوجي , ضعيف جدا في هذه النباتات الى حمل بيدل على الشك في وجود تداخل كبير ضد العبور ، ولكن على نقيض ذلك وجد رودز (١٩٤٧) أن العبور أعلى من الطبيعي · وتعطى سلالة الذرة اللاتلاسقية ع جاميطات أحادية المجموعة وجاميطات ثنائية المجمسوعة و ولا شك في أن الجاميطات الإحادية مستمدة من الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة التي تحتسوي على الحد الأدنى من الكيازمات الذي يتوافق مع التوزيع المنتظم للكروموسومات. غير أن نشأة الجاميطات الثنائية المجموعة لايزال غامضًا • ومع ذلك فمن المكن أن تكون مستمدة من الحلايا الميوزية التي لم تتكون بها كيازمات وحدث كبت للانقسام الميوزي الأول وانقسمت الوحدات العشرون الأحادية كما يحدث في خلية ميتوزية • ومم ذلك فقد كان معدل العبور أعلى من الطبيعي في كلا نوعى الحلايا الأحادية والثنائية المجموعة ، وكان أشد الفروق ظهورا الزيادة الكبيرة في معدل العبور المزدوج • ففي المنطقة | ws-lg-gl من الكروموسوم الثاني كانت نسبة العبور المزدوج في السلالتين ، اللاتلاصقية والعادية ,حوالي ٢٥ : ١ بينما زاد الطول الوراثي لهاتين المنطقتين بما يقرب من الثلث في السلالة اللاتلاصقية · وقد أحرزت نتائج متوافقة للمنطقة c-sh-wx في الكروموسوم التاسع

وبكل جلاء يشذ الموقف نوعاً ما في سلالة الذرة اللاتلاصقية في أن العبور يحدث بمعدل عال ولكن دون تكوين أو ظهور الكيازمات في صحورة يمكن اكتشافها ومع أن الوقت الذي يحدث فيه العبور غير معروف فهناك مايكفي من الدليل للاعتقاد بأن غياب الكيازمات لايرجع الى معدل سريع جدا للانزلاق الطرفي ، والمفروض أن العبور يمكن أن يقع في انقسام خلوى سابق للعملية الميوزية (بما يشبه عبور الخلايا المولدة في الدروسوفلا) ، ولكن ليس هناك دليل يشير الى الحصول على مجموعات من الكروهاتيدات العبورية كالتي

تنتج في مثل هذه الحالات · ويعرف أيضا أن ظروفا وراثية مشابهة تحكم التلاصق توجد في الداتورا (برجنر وكاركلهج وبليكرلي ١٩٣٤) وفي الكريباس (ريتشاردسون ١٩٣٥) ولكن لم يدرس الموقف في العبور في هذه الحالات كما بحث في الذرة ·

ويتوقف حجم وشكل الكروهوسومات في الانقسام الميوزي على الأحداث التي تقع قبل العور الاستوائي • وبالرغم من أنه لايعرف الا القليل عما يمكن أن يدخل في تغيير حجم الكروموسوم داخل النوع الواخد فقد أمكن بيان في كلا النباتين سيكيل (لام ١٩٣٦) ولوليام بيرين (توماس ١٩٣٦) أن هذه الخاصية تخضع للسيطرة الوراثية • وكما يتبين من شكل ٩ - ٥ ، نجد أن نباتين منعزلين من سلالة معينة من اللوليام يعرضان حجمين مختلفين للكروموسومات في الدور الاستوائى ، وذلك بالرغم من أنه يجب فرض أن المحتوى الجيني لكل منهما واحد • وربا كان من الايسراعتباران المادة اللاجينية الموجودة على الكروموسومات تختلف في الكمية • غير أن معلوماتنا حاليا عن التركيب الكيميائي للكروموسومات بدائية للغاية وغير متكاملة الى الحد الذي يجعل هذا الرأى مجرد خيال •

ويمكن بسهولة تغيير شكل الكروموسوم تجريبيا عن طريق عسوامل بيئية مختلفة • الا أن هناك دراستين معروفتين جيدا قد بينتا أن أطوال الكروموسومات وتوزيع الكيازمات في الدور الاستوائن يمكن أن تتأثر بجينات معيّنة • فالنبات البستاني ، ماتيولا انكانا ، ذو كروموسومات قصيرة طبيعيا ، والكيازمات في الوحدات الثنائية شديدة الانزلاق الطرفي (لزلي وفروست ١٩٢٧) • وهناك صورة طافرة منها ذات كروموسومات طويلة تظهر الكيازمات فيها بينية ، وهي حالة يمكن أن تعزى اما الى تبكير للدور الاسمستواثي يتسبب في عرقلة الحلزنة وأيضاً عملية الانزلاق ، واما الى سرعة أبطأ لعملية الحلزنة • وكلاهما يؤدي الى نفس النتيجة النهائية • وتتوازي هذه الظروف . الى درجة قِريبة ، مع حالة وجدت في بسلة الزهور (شكل ٧ - ١٠) فيما عدا أنه في هذا النوع تعتبر الكروموسومات الطويلة والكيازمات البينية مي الحالة الطبيعية , والطراز القصار الكروموسومات هو الصورة الشاذة (آبكوت ١٩٣٧) • والى جانب هذا فان الطراز القصير الكروموسومات سدائي العقم أيضا , ويبدو أن السبب يرجع الى أن نمو المتك يكون أشد بطئا • وذلك لأن الدور الاستوائي الأول يحل في الوقت الذي يكون فيه حجم المتك قد تعدى الججم الخاص بهذا الدور أثناء عملية تكوين الأبواغ الصغيرة •



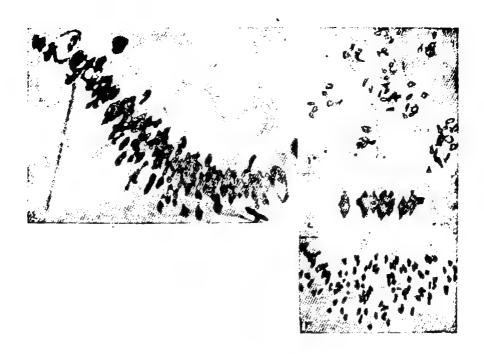
شكل ٩ _ ٥ : وحدات تزاوجية ثنائية من الدور الاستوائى أو الدور الانفصالي المبكر في ثلاث نباتات من عشب الرأى (الزوان) المعسر 4 لوليوم يبرين • تبين فروقا في حجم وعدد الكيازمات في الكروموسومات المختلفة : (أ) الأم لكل من (ب) و (ج) • تمثل الأرقام نسبة العدد الكل للكيازمات الى العدد التام الانزلاق منها •

وتساعد دراسة كلارك (١٩٤٠) التي أجراها في الذرة في بيانالتغيرات التي يمكن استحداثها وراثيا في التركيب البنائي للمغزل و فالجين و مغزل متفرق من الناشيء من التعريض للأشعة فوق البنفسجية ، يتسبب في الحالة الأصيلة ، أن يجعل المغزل في الحلايا الأمية لحبوب اللقاح يأخذ شكلا شاذا ، فبدلا من الحصول على مغزل متجمع يكون بناء ثنائي الاستدقاق ، تكون الصورة المعتاد الحصول عليها مغزلا متفرقا يتشعع عند القطبين وفي بعض الحالات المتطرفة يستطيل المغزل الى درجة كبيرة وفي استطالته هذه يتبع محيط الخنية ، وينتج عن ذلك أن يتكون في الدور النهائي عند القطب عدد من النويات بدلا من نواة واحدة ولذلك فان الانقسام الثاني الذي يتلو يكون شاذا حيث ان كل نواة ، بصرف النظر عن عدد الكروموسومات التي قد تحتويها ، تكون مغزلا خاصا بها وقد يكون هذا المغزل أو قد لا يكون من النوع المنفرق و

وأحيانا يتكون من كل خلية أمية للأبواغ الصغيرة آكثر من أربعة أبواغ ، ولكن حين يتكون أربعة فقط فان كثيرا منها يكون عديد النويات • كما قد يظهر أيضا بالانقسام الميتوزى في البوغ الصغير مغازل من النوع المتفسرق ولكن بمعدل أقل • وطبعا اننا نتوقع حدوث عقم لحبوب اللقاح ولكن الحقيقة في أن دراسة سبعة نباتات قد بينت أن المدى يختلف من ١٣٪ الى ٩٠٪ ، تشير الى أن عوامل بيئية مختلفة تغير من تعبير الجين أو أن المحيط الوراثي الذي يوجد فيه هذا الجين يعين درجة تأثيره في تغيير شكل المغزل •

وقد نذكر مثلا أخرا للسيطرة الوراثية على خطوة معينة في الانقسام الميوزى في النباتات ، وجو بالذات ، تكوين الخلايا الأمية البوغية العديدة المجموعات في الشعير (سميث ١٩٤٢) فالحلايا الأمية لحبوب اللقاح في السلالات العادية لهذا النوع تحتوى على سبع وحدات تزاوجية ثنائية ٠ الا أن سميث وجد في احدى السلالات , وبالأخص في الزهيرات الجانبية , خلايًا أمية لحبوب اللقاح تحتوي على ١٤ و ٢٧ و ١٨ و ١١٢ أو أكثر من الأعداد للازواج الكروموسومية (شكل ٩ ـ ٦) • والظاهر أن الجدر الحلوية تغيب في هذه الخلايا فتتكون كتل سيتوبلازمية من الخلايا المندمجة تشمل كل أو بعض محتويات حجرة متكية واحدة ١٠٠ وليس من الواضح اذا ما كانت الجدر الخلوية لا تتكون اطلاقا أو أنها تتكون ثم تختفي في الدور التمهيدي المبكر • ولكن اندماج الكتل السيتوبلازمية يحدث قبل التلاصق حيث قد وجدت فيكشر من الأحيان وحدات تزاوجية عديدة الكروموسومات • ويبدو أنه يحدث أيضا اتحاد للصفائع الاستوائية مما ينتج عنه أن تتكون في المنهم الخلوي صفائع متناهية الطول متماوجة المظهر • ولم تبد أية إعاقة للحركة الانفصالية وذلك حتى في الحالات التي كانت فيها الأقراص الاستوائية متناهية الشذوذ , ومع ذلك فانه قد بدا أن طول المغزل لم يتغير الا قليلا • ونتيجة لذلك يبدو أنه من غير المحتمل أن يكون المغزل ثنائي الاستدقاق بل يشبه الطراز المتفرق الذي وصفه كلارك •

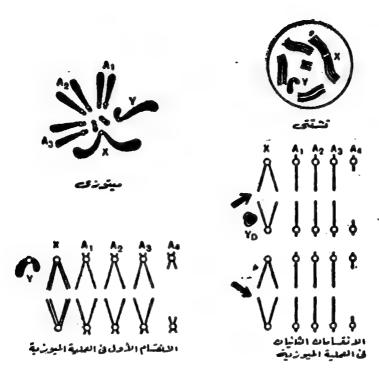
وفى الدروسوفلا ميلانوجاستر يوجد عدد من الجينات يؤدى الى الشذوذ الميوزى وأحد هذه الجينات يعرف بالجين C3g وهو متنح بالكروموسوم الثالث يمنع العبور ويؤدى الى كثير من عدم الانفصال الأولى في الانات الأصيلة له (جاون ١٩٢٨ ، ١٩٣٣) ، وليس له تأثير في الذكور وعلى أنه يوجد جين اكثر طرافة من ذلك وهو جين « النسبة الجنسية » الذي يوجد في العشائر



شكل ٩ - ٦ : خلايا أمية للأبواغ الصغيرة عديدة المجموعات الكروموسومية في الشعير نتيجة عبل جين متنع ٠ (١) دور تشتتى ٠ لا تظهر حدود واضحة بين الخلايا ٠ (٢) الدور الاستوائى الأول في خلية أمية للأبواغ الصغيرة يظهر بها حوالي ١١٢ زوجا من الكروموسومات ٠ (٤) الدور الاستوائى الأول من نفس النبات المصور في (٣) مظهرا ١١٣ وحدة ثنائية وأربع وحدات رباعية ٠

البرية للدروسوفلا سودو ابسكيورا والدروسوفلا برسيميلس (سترتفائت ودبزانسكى ١٩٣٦) وهو معروف فى انواع أخرى من الدروسوفلا (جرشنسون ١٩٢٨) ، ولكن لا يعرف اذا ما كان النظام واحدا فى جميع الحالات ويؤدى عند وجوده فى الذكور الى نسبة شاذة عالية جدا من الاناث (آكثر من 9.%) فى النسل وذلك بغض النظر عن التركيب الوراثى للأم ويرجع التفسير السيتولوجى الى حدوث انقسام شاذ فى الخلايا الأمية للاسبرمات (شكل 9-%) فلا يقع تزاوج بين الكروموسومين X و Y ، ويرى فى الدور التشتتى أن الكروموسوم X قد انشطر مرتين ، وبهذا يحتوى على أربع كروماتيدات بدلا من اثنتين كالمعتاد وينقسم هذا الكروموسوم فى كل من انقسامى العملية الميوزية وعلى ذلك يحتوى كل اسبرم ، ناتج من مثل هذا الانقسام على كروموسوم X ثم بتلقيحها لبيضات تحمل الكروموسوم X

تنتج آناتا فقط \cdot آما الكروموسوم Y فلا ينقسم , ومع آنه يمر في الانقسام الاول الى أحد القطبين فأن الأمر ينتهى بأن تحوطه حويصلة منفصلة ثم ينحل وفي بعض الأحيان يسمع انقسام خلوى بشمول الكروموسسوم Y في الاسبرم (قد لا تحتوى بعض الاسبرمات على الكروموسوم X بينما قد يحوى البعض الآخر كلا الكروموسومين X و Y)ومن هذه تنشأ الذكور النادرة نسبيا \cdot



شكل P=V: الانقسام الميوزي في ذكر من سلالة و النسبة الجنسية a في الدومسوفلا أوبسكيورا A_a A_b الاوتوسومات a الكروموسوم a ينشيطر في كلا انقسامي السلية الميوزية a أما الكروموسوم a فهو متروبكنوزي ويتلاشي في آخر الأمر a0 .

وليس لهذا الجين تأثير في الاناث و لا يعرف كيف تتعين الحسسالة السيتولوجية في الذكور الا أنه في الحالات التي وجد بها جين للنسبة الجنسية فانها كانت مصحوبة بانقلابات وقد قدم الاقتراح (دارلنجتون ودوبرانسكي الماذ كان زيادة التنوية في الكروموسوم X تتسبب في مسلكه الشاذ وهو اقتراح ناشيء من الحقيقة بأن معدل الذكور يكون أقل انخفاضا عند

درجة الحرارة ٥١٦، متوية منه عند الحرارة ٢٥° متوية (يفترض دارلنجتون أن كمية الحامض النووى في الكروموسوم تتأثر بالحرارة) ٠

العقم السدائي (الذكري)

للعقم السدائى فى النباتات أهمية غير عادية ولا يرجع ذلك الى تعدد الأسباب التى يمكن أن تنشأ عنها فحسب ، بل بسبب قيمته الذاتية الى مربى النبات • ومن الوجهة التجريبية فأنه يمكن بالطبع دراسة العقم السدائى فقط فى النباتات التى تعطى خلايا بيضية عاملة • أو حيث تتمين هذه الحالة نتيجة جين متنع • وليس هناك شك فى أن العقم الذكرى يحدث أيضا فى الحيوانات ولكن تعوزنا الفرصة تماما ، فيما عدا الأنواع الخنثى ، فى اجراء أى تحليل ورائى •

وقد لوحظ حدوث هذه الظاهرة في النباتات مرات عديدة • ويرجم الاهتمام الحالى بالعقم السدائي ، وخصوصا في الأنواع ذات القيمة التجارية ، الى الحقيقة في أنه ، نظرا لأن هذه الأفراد تحمل خلايا ذكرية غير عاملة

يمكن استخدامها بنجاح في انتاج البذرة الهجين وما يصاحبها من قوة للهجين وكما أوضح ريك (١٩٤٥) فأن مزايا استعمال طوافر العقم السدائي عديدة: فعملية الحصى لا تصبح ضرورية ، وليس هناك خطر اختلاط البذرة نتيجة التلقيع الذاتي ، وفي الغالب يكون من السهل تمييز هذه النباتات في الحقل بسبب نموها الخضري القوى (وهذا صحيح في الطماطم بصفة خاصة) وحيث أن الحالة تتعين عادة بجينات مغردة متنحية فأن نباتاتها تؤلف ٥٠٪ من نسل التلقيع الرجعي وبذلك يتيسر الحصول عليها في أعداد كافية للانتاج التجاري للبذرة الهجين ٠

وبالطبع يتميز العقم السدائي بعدم انتاج خلايا ذكرية حية , ومن الواضح أن هذا يمكن أن يتسبب فيه مختلف من الأحداث التي تتداخل لتمنع تكوين حبوب لقاح طبيعية • وكما تبين من عدد من الدراسات فان الاحداث المخلة يمكن أن تطرأ عند أية مرحلة على مدى سلسلة من الخطوات المتتابعة تبدأ من المراحل التي تسبق العملية الميوزية الى اتمام انتاج حبوب لقاح طبيعية المظهر ولكنها فاقدة الحيوية • فمثلا ، قد وصف في الذَّرة عشرون طرازا مختلفاللعقم السدائي (امرسون وبيدل وفريزر ١٩٣٥) • كما أن دراسة طوافر العقم السدائي التي قام بها ريك (١٩٤٥) في الطماطم تدل بوضوح على أنه بينما تكون النتيجة النهائية واحدة فان السبب الذي يمين العقم قد يكون مختلفا وهكذا , فقد شوهد في أربعة نبأتات عقيمة صدائيا (1-4) ms السلوك التائي : ففي الأول ms₁ تجري به المراحل الابتدائية للانقسام الميوزيولكن يتم الانهيار الكامل للخلايا الأمية لحبوب اللقاح في الدور التشتتي · وفي هي 🎟 يكون السلوك الميوزي طبيعيا ولكن سرعان ما يحدث أنحلال للأبواغ الصغيرة بمجرد تكوين الرباعيات البوغية · ويظهر في الثالث ،ms اعاقة في تكوين النسيج المولد قبيل بدء الانقسامات الميوزية ومع ذلك فقد تنجع خلايا قليلة في الاستمرار في هذا الانقسام الى أن تصل الى الدور الاستواثى الاول أو الدور الانفصالي الأول · في حين يعرض الرابع سير سيلوكا ميوزيا طبيعيا تقريبًا ولكن يكون دخول الخلايًا في عملية الانقسام بغير انتظام , ونتيجة لذلك ، ومع أن الوقت الذي يحدث فيه التدهور الخلوى ليس محددا تماما ، فانه لا تصل خلايا الى دور النضج وهي محتفظة بحيويتها • كما أبلغ ليسلى وليسلى (١٩٣٩) عن حالة للعقم السدائي في الطماطم لا يحدث فيها تدهور للخلايا الذكرية الا قبيل النضج مباشرة ، ولكن عرف أن هذه الحالة تتضمن جينن مننحين ٠

وكانت الطوافر التي بعثها ريك في الطماطم خصبة من حيث تكوين البنور ١٠ الا أن تكوينها كان آكثر ضعفا في الثالث وms منه في نباتات الأجيال التي تلت المستمدة من وهي وكانت خمسة طوافر آخري , وهي ثنائيسة المجموعة مثل الطرز الأربعة السابقة , عقيمة سدائيا وعقيمة أيضا بيضيا وقد عرف أن نباتا واحدا كان لا تلاصقيا في الحلايا الأمية لحبوب اللقاح وفرضا كذلك في انقسامات الكيس الجنيني وعلى الرغم من أن باقي النباتات كانت عقيمة فان الانقسام الميوزي في الحلايا الأمية لحبوب اللقاح كان طبيعيا ولكنه مصحوب بانحلال الأبواغ الصغيرة في المراحل التي تلي ذلك و

وقد وجد أن فشل عقد البذور ينشأ بسبب طرازين من الشذوذ في الكيس الجنيني (ريك ١٩٤٦) • فغى الطراز المعروف د بالمنهاد ، تتكون الأبواغ الكبيرة الأربعة طبيعيا ولكن التدهور يحل عند احدى المراحل قبل التكوين الكامل للكيس الجنيني • وقد يحدث تضخم لحلايا الغلاف الداخل للبويضة ومع أن هذا الطراز هو أكثر مايكون مميزا للنباتات العقيمة الثلاثية أو الرباعية المجموعة منه للنباتات الوراثية العقم الثنائية المجموعة • والأخير يتضمن مايعرف بالطراز «الاستبدالي» الذي لا يحدث به تميز للخلية الأمية للأبواغ إلكبيرة ولا يتكون به طور جاميطي ، بل تبقى الخلايا القمية للنيوسيلة ، والتي تنشأ بينها عادة الخلية الأمية للأبواغ الكبيرة ، كمجموعة من الخلايا غير المتميزة وتستمر كذلك الى تمام نضج الزهرة ، أو قد تتضخم خلايا الغلاف الداخلي ولكن الانسجة الخارجية للبويضة تتكون طبيعيا •

وليست سلالات الطماطم ذات العقبين ، السدائي والبيضى , هى القاعدة بل هى الشاذة اذ أن غالبية النباتات ذات العقم السدائي كاملة الحصوبة بيضيا وهذا صحيح , بصفة خاصة , في النرة حيث ان جميع النباتات ذات العقم السدائي المحكوم وراثيا لا يظهر بها ضعف في حيوية البيضات .

الانعزال التفضيلي للكروموسومات

ان توزيع أى كروموسوم معين أثناء الانقسام الميوزى سواء بالنسبة للقطب الذى يصل اليه أو بالنسبة لأى كروموسوم غير نظير يتوزع مصه يكون عشوائيا بصفة عامة • والمحافظة على هذا التوزيع العشوائي شرط

ضرورى اذا أريد لقانون مندل الثانى للوراثة أن يبقى قائما , ولكن الارتباط يغرض قيودا معينة على التوزيع العشوائى للجينات تختلف فى كبر أو صغر شدتها وقد هيأت دراسة كاروثرز للكروموسومات النظيرة غير المتكافئة الحجم فى عدد من أنواع النطاط , برهانا ماديا على التسوزيع العشسوائى للكروموسومات الكاملة و

وبالطبع يتحتم أن نجد النظام الذي يحكم مثل هذا التوزيع خسلال سلوك الوحدات التزاوجية الثنائية وفقي أغلب النباتات والحيوانات تحتفظ الوحدات الثنائية بكيانها حتى بداية الدور الانفصال وذلك نتيجة لتكوين الكيازمات وتوجيه أي زوج من الكروموسومات النظيرة على الصفيحة الاستوائية هو بالنسبة للمحور الطولي للمغزل فقط وليس بالنسبة لأي قطب معين , وهو كذلك مستقل عن أي زوج آخر من الكروموسومات المتناظرة وولهذا فأننا قد درجنا على اعتبار تلك الأنظمة الوراثية والسيتولوجية التي تحقق نوعا ما المقتضيات المنتظرة على أساس الوراثة المندلية على أنها طبيعية وكانت هذه العلاقات الى جنب الواقع المعروف من أن فشل تكوين الكيازما في كثير من الكائنات يتبعه غالبا عدم انفصال ، داعيا الى تعميم هذه المقائق في صورة و نظرية الكيازما كأساس للتزاوج في الدور الاستوائي ،

غير أنه لا يمكن تطبيق هذه النظرية بصفة شاملة (كوبر ١٩٤٤ ، وبدأ يتكون تدريجيا الادراك بأن توزيع الكروموسومات سواء كان عشوائيا أو غير عشوائي يمكن أن يحكمه عدد من الأنظمة ليست جميعها تتصل بتكوين الكيازما (مثلا حالة ديزدركوس كونيجياى) • ولايزال الأساس السببى للكثير من هذه الانظمة مفتقرا الى التوضيح ولكن مع ذلك ليس هناك شك في أن العمليات الميوزية تعرض مدى واسعا من المرونة •

الانعزال غير العشوائي لكروموسومات الجنس

فى الحالات التى لا يوجد فيها الا كروموسدوم واحد للجنسXO أو تكون كروموسومات الجنس متعدد ، فلابد من قيام نظام آخر ، غير تكوين الوحدة التزاوجية الثنائية العادية ثم الانفصال لضمان التسوزيع المنتظم للكروموسومات التي تعين الجنس الى القطبين • ففي الكائنات التي تمثلها أنواع النطاط , حيث يوجد نظام الجنس XX : XX , نجد أن الكروموسوم X في الذكر مختلف البكنوزية ويمر قبل الأوان في الدور الانفصالي الأول الي أحد القطبين ويجرى انفصال كروماتيدتي الكروموسوم X في الانقسام الثاني • ويجرى عكس هذا السلوك ، أي انشطار الكروموسوم X في الانقسام الأول ثم الانعزال في الانقسام الثاني • في قليل من الكائنات فقط وبالأخص الكوكسيدات والرعاشات والذباب النارى فوتينوس •

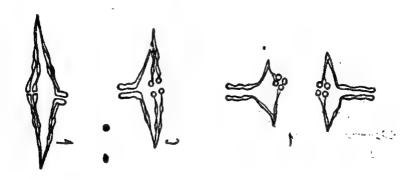
ففى الكوكسيد لافيللا استتب نوع فريد من الشذوذ فى سسسر الكروموسوم ففى هذا الكائن ينشق الكروموسوم X فى الدور التمهيدى الى كروماتيدتين تنفصل الواحدة منهما عن الأخرى ، وقد تصبح كل منهما محاطة بحويصلة منفصلة تماما • وتسلك كل من الكروماتيدتين فى الانقسام الأول سلوك الكروموسومات الفردية المستقلة فتنشطر ثانيا وتذهب الأنصاف الشقيقة (أنصاف الكروماتيدات) الى القطبين المتقابلين • غير أنه فى الانقسام الثانى يقترب نصفا الكروماتيدتين X بعضهما من بعض ويتزاوجان تزاوجا وثيقا ثم يمران معا كوحدة واحدة الى أحد القطبين •

وقد بين سيلر (١٩٢١) بطريقة مختلفة نوعا أن انعزال الكروموسوم X يمكن أن يتأثر بالبيئة • ففي النوع الحرشفي الأجنحة تاليبوريا تيوبيولوزا يمر الكروموسوم X الى الجسم القطبي عندما تكون درجة الحرارة عادية أو أقسل من العادية , ولكنه في درجات الحرارة العالية أو في البيضات فاثقة النضج يكون شديد الميل الى البقاء في البيضة • وحيث أن الأنثي في التاليبوريا هي الجنس المختلف الجاميطات فان درجات الحرارة خلال الفترة التي يجرى فيها الانقسام الميوزي الأول لها تأثير واضع على النسبة الجنسية •

أما في الحالات التي يوجد فيها النظام XX لكروموسومات الجنس والتي توجد فيها أجزاء نظيرة محدودة بين الكروموسومين X و Y ، أو لا توجد ألبتة ، فيجب أن يعتمد الانعزال المنتظم على نظام آخر غير الذي ينظمه تكوين الكيازمات ، ويجب أن يكون هذا صحيحا في ذكر الدروسوفلا حيث لا يوجد عبور • وقداقترح دارلنجتون (١٩٣٤ أ) أن الكروموسومين X و Y يتصلان دائما عن طريق كيازمتين بالقرب من السنترومير • ونظرا لانهاتين الكيازمتين تكونان دائما عكسيتين فان كلا منهما تبطل مفعول الاخرى فيما

يتملق بالتبادل الوراثى ولكن في نفس الوقت يضمن تكوينهما التوزيع المنتظم لهذين المكونين (X و Y) ٠

ولقد بين كوبر (١٩٤٤) عدم صحة النظرية الفرضية الخاصسة ما بالكيازمتين العكسيتين ، ومن الواضح الآن أن تكوين الكيازمات أو ، بالتأكيد ، التزاوج في الدور الاستوائي ،ليس من الخصائص الضرورية للتوزيع المنتظم ، وهذا صحيح في كثير من أنواع الحشرات مثل المانتيدات وأنواع معينة من الذباب وعدد من أنواع الخنافس الحقيقية ، ففي المانتيدات (هيوز _ شريدر ١٩٤٣ أ) يحدث تقارب مادي بين النظيرين ولكن لاتتكون كيازمات (شكل ٩ _ ٨) ، وفي بعض الحشرات الاخرى المعينة قد يكون التزاوج عن بعد فقط أو قد ينضم النظيران لمدة قصيرة عند أطرافهمسا (التزاوج عن طريق اللمس ثم الانفصال) (شكل ٧ _ ٧) ،



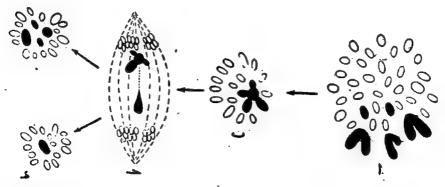
شكل ٩ ـ ٨ : وحدات تزاوجية ثنائية من الدور الانفسالي الأول في الخلايا الأمية للاسبرمات في المانتيد ، كالليمانتيس وهي تنفسل دون أي دليل عل وجود كيازمات سابقة .

ولقد وصف ويلسون (١٩٢٥) انحرافا هاما عن هذا السلوك في coreid bug هيتابوديوس، حيث تتكون وحدات تزاوجية ثنائية بين أغلب الكروموسومات النظيرية ولكن الكروموسومات الصغيرة لا تتزاوج بأى من الطرق وبدلا من ذلك ترتب نفسها في وسط الصغيحة الاستوائية محاذية للمحور الرأسي للمغزل وكل منها منفصل عن الآخر في كل وضوح ومن هذا الوضع تنفصل طبيعيا وواضح أن هذا نظام خاص لضمان التوزيع في غياب التزاوج و

أما دور الهتروكروماتين في ضمان تحقيق الانفصال الطبيعي فتدل

عليه الدراسات التي أجراها ساندلر وبرافر (١٩٥٤) • فقد اختبرا طرزا مختلفة من ذكور الدروسوفلا ميلانوج ستر بالتركيب XY و XY لعدلات فقد الكروموسوم X • وتختلف الطرز في كمية الهتروكروماتين وتوزيمه في الكروموسومات X • وكان أكبر معدل لفقد الكروموسومات في الحالات التي كان اختزال التناظر بين الكروموسومات كبيرا مما ينبىء بأن الانفصال يتصل بالتزاوج في الهتروكروماتين ولا يتصل بالتزاوج السنتروميري •

وفى الحالات التى توجد فيها كروموسومات جنس متعددة لابد أن تتهيأ طروف خاصة لضمان التوزيع الصحيح للكروموسومات التى تعين الجنس سواء تكونت الكيازمات أو لم تتكون وقد أعطى حوايت (١٩٥٤) أمثلة عديدة لهذه الحالات ولكن نكتفى بذكر اثنين منها و فمن الطرز التى تناظر النظام X_1X_2 0 نجد أن الذكور فى العناكب X_1X_2 0 أو الذكور فى نوع المن يوسيرافيس بتيول $X_1X_2X_3$ 0 وفى كل من الحسالتين تذهب الكروموسومات X1 الى نفس القطب فى غياب قرناء التزاوج وربما تكون هذه الطرز قد نشأت من الطراز X1 الأكروموسوم X2 مع الاحتفاظ بهذا النظام الخاص بانعزال الكروموسوم X3 مع الاحتفاظ بهذا النظام الذى يعتبر ضرورة اذا ما أريد الاحتفاظ ببقاء واستمرار الطرز المتعددة الكروموسوم X4 وفى الحالات التى يوجد فيها كروموسوم X5 مع الكروموسوم X6 وفى الحالات التى يوجد فيها كروموسوم X7 مع الكروموسوم X8 مع الكروموسوم X9 مع



شكل P=P: مبلوك الكروموسومات $X_1X_2X_3X_4X$ في المتنفساء بلابس لوسيتانيكا $X_1X_2X_3X_4$ و(1) دور استوائي في خلية مولدة للاسبرمات P=P=P=1 (1) الدور الاستوائي الأولمظهرا الكروموسومات P=P=1 والكروموسومات P=P=1 الدور الانقسالي الاول مبيتا انفصال الكروموسومات P=P=1 عن الكروموسوم P=P=1 (c) الدوران الاستوائيان في الاولى مبيتا النقسالي P=P=1 وقد بينت كروموسومات الجنس سوداء والاوتوسومات محددة بخطوط P=P=1

الكروموسومات X المتعددة ، كما في البق المفترس (من العائلة ريدوفيدي) ، فان الكروموسومات X تنعزل من الكروموسوم Y المفرد • والشكل P - P يوضع كيف يتحقق هذا في الحنفساء التنبريونيدية ، بلابس لوسيتانيكا، الا أنه في هذه الحالة لم يستبعد امكان تعدد الكروموسوم Y ، كما أنه Y يعرف ما اذا كانت تتكون كيازمات أم Y •

وتخدم دراسة كوبر (۱۹٤٦ أ) لانفصال الوحدة الثلاثية $X_1 X_2 X_3$ في ذكور الدروسوفلا ميراندا كمثل للكيفية التي يجرى بها مثل هذا التسوزيع التفصيلي (انظر أيضا هيوز _ شريدر (۱۹٤٣ أ) لمعسرفة سسلوك الوحدات الثلاثية $Y_2 X_3 X_4 X_5$ في ذكور الفاسميدات) • ويتزاوج كل من الكروموسومين X مع الكروموسوم Y وينفصلان معا عنه نتيجة للتوجيه المناسب على الصفيحة الاستوائية • ومع أنه لا تتكون كيازمات في هذا الطراز من الانفصال فان كفاءة التوزيع فيه تقرب من ١٠٠٪ • والواقع أنه حتى في اناث الدوسوفلا ميلانوجاستر حيث تتكون عادة الكيازمات بين الكروموسومين X • فان أزواج كروموسومات الجنس الخالية من الكيازمات يمكن فيها للكروموسومين أن ينفصل كل منها عن الآخر بطريقة عادية • مما يدل على أن غياب الكيازما في نوع يعتبر فيه العبور من الأحداث الطبيعية لا يستلزم أن يؤدى الى شذوذ ميوزى (كوبر ١٩٤٥) •

وللطريقة التى تتوجه بها الوحدة الثلاثية آثناء الدورالاستوائى الميوزى في الدروسوفلا ميراندا علاقة مباشرة على النظام الذي يحدث به عدم الانفصال الثانوى في الدروسوفلا ميلانوجاستر ولنستمد هنا ذكر أن بردجسنر (١٩١٦) وجد أن الاناث الشاذة الناشئة من بيضات عدم الانفصال (الأولى) والتي بالتركيب XXX تعطى عددا من النسل الشاذ وقد أطلق على هذه الظاهرة اسم علم الانفصال الثانوى وقد افترض وجود منافسة فعالة بين الكروموسومين X والكروموسوم Y في اجتذاب قرين للتزاوج وأنه عندما يكون اثنان من هذه الكروموسومات الثلاثة زوجا يجد الشالث نفسه منبوذا ويترك ككروموسوم أحادى يتوزع عشوائيا الى أى من القطبين وعلى هذا يقع عدم الانفصال الثانوى عندما يتزاوج أحد الكروموسومين X مع الكروموسوم Y ويمر الكروموسوم X الباقي الى نفس القطب الذي ينعزل اليه الكروموسوم X الاول بعد انفصاله وطبقاً لفرض بردجز ينعزل اليه الكروموسوم X الاول بعد انفصاله وطبقاً لفرض بردجز فان الحد الأعلى لعدم الانفصال الثاني لن يزيد على ٥٠٪ ، وذلك حتى بفرض فان الحد الأعلى لعدم الانفصال الثاني لن يزيد على ٥٠٪ ، وذلك حتى بفرض

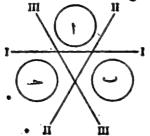
انه في جميع الخلايا الأمية البيضية يتزاوج أحد الكروموسومين X مع الكروموسوم Y وبالفعل فأن هذه النسبة في الاناث XXX التي فيها كل من الكروموسومين X متناظر تركيبيا مع الآخر يزيد قليلا على الا

غير أن سترتفانت وبيدل (١٩٣٦) وجدا في انات معينة بالتركيب XXY كانت أيضا خليطة لانقلابات في الكروموسوم X ،أن عدمالانفصال الثانوي بلغت قيمته من حيث الارتفاع الى ٦٣٪ ، مما أدى بكوبر (١٩٤٨ أ) الى الاعتقاد بأن هذه الحالة كانت تشمل تكوين وحدة تزاوجية ثلاثية مصحوبة بتوزيع غير عشوائي تفرضه الوحدة الثلاثية ويشبه ما يحدث في الدروسوفلا ميراندا وحيث أن كلا من ذراعي الكروموسسوم ٣ في الدروسسوفلا ميلانوجاستر يتناظر جزئيا مع الكروموسوم X (نيوهاوس ١٩٣٧) . فان تكوين الوحدة الثلاثية يكون ممكنا وخصوصا اذا عزز وقوع هذا التزاوج بهن طريق انقاص مدى التزاوج في الأجراء اليوكروماتينية لوجود الانقلابات بها وكانت نتائج تجارب كوبر ، المصمة لاختبار هذه النظرية الفرضية والمبنيـة على أساس اســتعمال انقلابات مختلفـة في الكروموســوم 🗶 واستعمال كروموسومات Y ذات ذراع واحدة متفقـة تماما مع الفكرة بان ارتفاع معدلات عدم الانفصال الثانوي يمكن تتبعه واسناده الى تكوين ألوحدات الثلاثية متبوعة بتوزيعات موجهة وكلما زادت الحالة التركيبية الخليطة (للانقلابات) للكروموسومين X ارتفع معدل عدم الانفصال الثانوى اى يزداد قبول الكروموسوم ٢ كقرين للتزاوج كلما زاد نقص التزاوج بين الكروموسومين X وكذلك فان معدل عدم الانفصال الثانوي ينقص في حالمة استعمال كروموسوم لا ذى ذراع واحدة حيث لا يهيىء هندا الكروموسوم المبتسر الا منطقة واحدة يمكن أن يتزاوج فيها واحد فقط من الكروموسومين X وكان مما يؤيد هذه الملاحظة التي أبداها سترتفانت (مورجان وسترتفانت ١٩٤٤) بأن الحالة التركيبية الحليطة في الاوتوسومات تميل الى انقاص عدم الانفصال الثانوي • وهذا متوقع حيث ان الحالة الخليطة في الاوتوسـومات ستسبب زيادة العبـور في الكروموسومين X وعليه تقلل النسبة التي يتزاوج بها الكروموسومان X مع الكروموسوم Y ·

انعزال الكروموسوم الرابع في الدروسوفلا

انات الدروسوفلا ميلانوجاستر الثلاثية الكروموسوم الرابع قادرة على

آلحياة وتكون خصبة ، ومن المكن اختبار الانعزال لهذه الكروموسومات الثلاثة الكروموسومات الثلاثة بالحروف أ ، ب ، ج (شكل ٩ ــ ١٠) وكان التوزيم العشوائي هو الجاري ، فانه يجب أن نجد التوزيعات أ ب /ج ، أج/ب ، بحراً بأعداد متساوية • وقد وجد أول دليل على حدوث انعسسسزالات تفضيلية لهذه الكروموسومات في سلالة تحتوى فيها الاناث على كروموسومين عاديين من الرابع بالاضافة الى تكرار يحتوى على سنترومير الكروموسوم الرابع ونهايته المستطرفة مع جزء من الكروموسوم X يتوسط بينهمسا (سترتفانت ١٩٣٦) ، وقد أزيلت منه جميع المواقع المعروفة في الكروموسوم الرابع • وقد انعزل الكروموسومان الرابعان الى قطبين متقابلين في ٩٥٪ من الخلايا ولكن التكرار أظهر تفضيلا محددا للتوزيع مع أحدهما • وعند اختبار توافيق مختلفة من الكروموسوم الرابع (استعمل ٢٦ كروموسوما



شكل ٩ _ ١٠ : طرز الانميسيزال أعلى من الكروموسومات التي تعلوه في الكروموسوم الرابع في الدوسوفلا

مختلفا) تبين أنه يمكن ترتيبها في . سلسلة بحيث أن التكرار يظهر تفضيلا یزید لأی کروموسوم مرکزه الترتیبی في السلسلة أعلى من أي كروموسوم يقم أسفله في السلسلة • ويعسارة أخرى يسعى أى كروموسسيوم في السلسلة الى القطب الاحادي بمعدل السلسلة • فمثلا اذا كان الكروموسوم ميلانوباسع .

أ أعلى من الكروموسوم ب في السلسلة دل ذلك على أن التكرار قد انعزل مع العدل أعلى من انعزاله مع ب · وعلى نقيض ذلك فأن الاخير (ب) قد وجد بمعدل أعلى في القطب الاحادي • وعندما اختبرت اناث ثلاثية للكروموسوم الرابع (استبدل التكراد بكروموسوم دابع سليم) فأن الترتيب في السلسلة لم يتغير ٠. ومرة أخرى ، اذا رمزنا لهذه الكروموسومات الثلاثة بالحروف أ ، ب ، ج على أن أ في السلسلة أعلى من ب ، ب أعلى من ج ، وكان انعزال أب/ج أكثر في المعدل عن أج/ب والأخير أعلى في المعدل عن بج/أ ، فأن أي انحراف معنوى عن ٣٣٦٣/ لعدل أية من هذه التوزيعات يدل ، طبعاً ، على وجود سلوك تفضيل

ومن العسير وضع تفسير مقنع لهذه الظاهرة • فاذا فرض أن اثنين من الكروموسومات يتزاوجان وأن الثالث ينعزل عشوائيا ، فأن الحد الأعلى للمعدل المتوقع هو ٥٠٪ ٠ أى انه تزاوج الكروموسومان أ . ب دائما ومر الكروموسوم ج عشوائيا الى أحد القطبين ، فان أج ، بج يكونان متساويين في المعدل • الا أن أغلب المعدلات التي حصل عليها سترتفانت كانت اما أعلى كثيرا واما أقل كثيرا عن ٥٠٪ , وكان المعلل يتوقف على التلوفيق المعين المستعمل من الكروموسومات • ولهذا فقد اقترح سترتفانت أن افتراض تكوين وحدة تزاوجية ثلاثية , ينفصل فيها كروموسومان عن الثالث ، ربما كان تفسيرا أكثر احتمالا فاذا كان الأمر كذلك فان الانعزال التفضيل لا بد وأن يكون قد سبقه تزاوج تفضيل أو توجيه تفضيل على الصفيحة الاستوائية ٠ والواقع في أن التكرار قد سلك مسلك الكروموسومات العالية في السلسلة ينبىء بأن أساس السلوك التفضيلي يجب أن يكون مرجعه الى سنتروميسر الكروموسوم الرابع المعين (أو الكروماتين المجاور له) • وقد بين ان المواقع المسروفة التي في هذه الكروموسومات ليس لها كأثار على الانعسزال • وتدل أيضًا درَّاسات رومان (١٩٤٧ أ ، ب) على السلوك التفضيسيلي لكروموسومات B في الذرة , وكذلك الدراسات المماثلة لكراوس في السيارًا (وسنبحث كلا من هاتين الدراستين فيما بعد) على أهمية المسلماطق السنتروميرية للانعزال دون تهيئة أي دليل لمعرفة الخاصية الأساسية للمنطقة التي لها دخل في هذا الامر * غير أن نتائج نوفيتسكي (١٩٥٤) وساندلر وبرافر (١٩٥٤) تنبيء بأن الهتروكروماتين المجاور للسنترومير وليس السنترومير بالذات قد يكون له دور حاسم في الانعزال .

الانفصال غير العشوائي الناتج عن الشلوذ الكروموسومي

سبق أن ناقشنا تأثير الانقلابات على الانفصال ويلزم فقط أن نشير الى أن العبور المفرد داخل منطقة الانقلاب يؤدى في العروسوفلا الى استبعاد الكروماتيدات العبورية في البيضات • حيث ان الجسر الناتج من مثل هذا العبور يتجمد عن الحركة بين النواتين الجديدتين المتكونتين ولا تجد أى من الكروماتيدات فرصة للاندماج في نواة البيضة الا الكروماتيدات التي لم يحدث بها عبور داخل الانقلاب (فيما عدا العبور المردوج ثنائي أو ثلاثي الخبوط) • وكنا أوضح سترتفانت وبيدل (١٩٣٦) وراثيا وأيدهما كارسون (١٩٤٦) سيتولوجيا في السيارا •

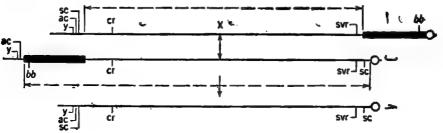
وقد يحدث فقد لجميع الكروماتيدات وتنتج بيضات خاليسة من الكروموسوم X عند حدوث عبور مزدوج رباعي الخيوط داخل انقلابات الكروموسوم X ، غير أن نوفيتسكي (١٩٥٢) قد بين أن مذا يكون صحيحا فقط عندما يكون الكروموسوم X طرفي السنترومير ، أما اذا كان لواحد منهما ذراع اضافية على شكل الذراع القصيرة أو الطويلة للكروموسوم Y فانه بالرغم من أن الكروماتيدات المبتسرة مميتة ، فان عدد البيضات العديمة الكروموسوم X يقل كثيرا ، أما اذا كان لكل من الكروموسومين X وقد ذراع اضافية فانه لا تتكون تقريبا بيضات عديمة الكروموسوم X ، وقد تأييت هذه المشاهدات بدراسة للانقلابات في الذرة تبين منها أن الكروماتيدات المبتسرة الناتجة من جسور الانقلاب المقطوعة تصل الى البوغ الكبير القاعدي (روودز ودمبسي ١٩٥٣) ،

وهناك نقطة أخرى ذات أهبية في دراسة سترتفانت وبيدل وهي الحقيقة في أنه اذا وجد في سلالة ملتحمة الكروموسومين X انقلاب في احدى ذراعي هذا الكروموسوم فأته يجب أن نتوقع انتاج كروموسومات حلقية بنسبة ٥٠٪ من مرات حدوث العبور داخل منطقة الانقلات , وذلك طبعا مع افتراض أن الكروموسومات الحلقية غير مبيتة • غير أن نسبة الكروموسومات الحلقية الى الملتحمة التي استعيلت كانت أعلى من ٥٠٪ وهي نتيجة تأيدت بدراسة مشابهة أجراها البحاث الروس سيدورف وسكولوف وتروفيموف (١٩٣٥ ، مسابهة أجراها يدل على أن هناك تفضيلا في الاستعادة بين الكروموسومات الحلقية وغير الحلقية وغير الحلقية و

وحديثا توسع نوفيتسكى (١٩٥١) فى بحث موضوع أمثال همذه الحالات للانفصال غير العشوائى مستخدما سلالة ملتحمة الكروموسومين للا خليطة لأحد الانقلابات التى تنتج ، فى حالة العبور ، كروموسومات حلقية لا تحوى نقصا لأى منطقة ، وبذلك تحاشى امكان دخول مشكلة عدم حيوية الزيجوت فتعقد الموضوع ، وكانت البيانات الناتجة مشابهة لما وجده البحاث السابقون وتدل على زيادة كبيرة جدا فى عدد الكروموسومات الحلقية ونقص فى عدد الكروموسومات الملقية ونقص فى عدد الكروموسومات الملقية ونقص فى عدد الكروموسومات الملقية و نقص المتعادة هذين الطرازين من الكروموسومات لا يمكن تفسيره بالعبور بين الكروماتيدات الشقيقة أو بالتداخل الكروماتيدى أو باختلاف معدلات طرز العبور المزدوج ، الثنائية والثلاثية والرباعية الحيسوط ، وأنه يبدو ان

الكروموسوم الحلقى يكون أكثر بعدا بسبب صغر حجمه عن الصفيحة الاستواثية في الدور الانفصالي الأول أثناء تقدم كروماتيدتي الكروموسوم X نحو منطقة نواة البيضة العاملة • وفي هذا المكان يكون له فرصيسة أكبر في أن ينعزل أثناء الانقسام الثاني الى النواة التي ستصبح نواة البيضة •

ولكي يختبر نوفيتسكي ما اذا كان للكروموسوم الصغير فرصة أكبر في دخول نواة البيضة العاملة استخدم عددا من انقلابات درعى (sc) يختلف بعضها قليلا عن البعض الآخر من حيث ترتيب الكروماتين وفي حالة اجتماع الانقلابين sc4 و sc4 في نفس الأنثى قان ناتج العبور sc4 sc8) يكون مقتضبا لمنطقة قصير الأشواك (bb) كروموسوم يصل في طوله حوالي الثلثين فقط من الطول المادي للكروموسوم X وذلك بالرغم من أنه يماثل تقريبا في طوله الوراثي الكروموسوم العادي. ولما كان من اليسير التعرف على هذا الكروموسوم باستعمال اجزاء موسومة على نحو مناسب ، فانه يمكن تعين معدلات الطرز المختلفة التي نحصل عليها في النسل وبعد تمام ذلك واجراء التصحيحات اللازمة بسبب التوافيق المبيتة من الكروموسومات وجد مرة ثانية أن استعادة الكروموسوم الأقل حجما كانت واضحة الزيادة ولما أجرى تلقيح مشابه استخدمت فيسم انقلابات درعي من التي تعطى نواتج للعبور متساوية الحجم أحرزت الطرز المتوقعة بنسبة ١ ١ مما يدل على أن زيادة ناتج العبور Sc4 Sc لابد وأن يكون مرتبطا بالنهاية اليسرى لهذا الكروموسوم التى يعوزها الجهزء الهتروكروماتيني أو في بساطة أن الأبعاد المادية تعين , على نحو غسر معروف ، أي الكروموسومات يدخل في نواة البيضة العاملة .



شكل P - 11 تمثيل تخطيطى للانقلابين SC^4 (أ) و SC^8 (ب) ، ومعهما ناتجالمبور $SC^4 - SC^8$ (ج) الذي يفتقر الموقع $SC^4 - SC^8$ (ج) الذي يفتقر الموقع $SC^4 - SC^8$ الأصود) وقد مثلت السنترومير بدائرة ومنطقة العبور عند X كما مثل مدى الجزء المنقلب في كل من الكروموسومين بخط متقطع

ولا يمكننا أن نقول بعد ، أنها نفهم تماما الاسباب التي يرجع اليها التفضيل في استمادة الكروموسومات المينة التي ناقشناها آنفا • ويمكن أن نقول أقل من ذلك عن العوامل التي تحكم التوزيع الكروموسومي في الافراد الخليطة للانتقال بالرغم من أن مثل هذا الانفصال التفضيلي معروف من زمن طويل • ففي الأفراد الحليطة للانتقال يمكن أن تعطى حلقة الكروموسومات الأربعة على أساس توزيع كروموسومين لكل قطب عشوائيا ، طرازين غير مكتملين مجموعيا وغير متزنين لكل طراز مكتمل مجموعيا (متزن) • ومم ذلك فأننا نجد ، في الأجناس مثل الاونوثيرا والداتورا أن خصوبة حبوب اللقاح مرتفعة تماما بالرغم من أن المركبات الكروموسومية الانتقالية قد يصل العدد الذي تجتويه الى أربعة عشر كروموسوما (كليلند أولكرز ١٩٣٠ ، كليلند ١٩٣٦) ، ففي الغالبية العظمي من الحالات تذهب الكروموسوهات المتبادلة الترتيب في الحلقة الى القطبين • ويعتقد ماركارت (١٩٤٨) أن نجاح هذه الطرز في البقاء يرجع الى أن هذه الكروموسومات اما أن تكون قصيرة ماديا واما أن العبور في المناطق البينية قد اختزل كثيرا بسبب الاضطراب الذي يحدثه الانتقال أو الهتروكروماتين ، ولذا فان الدور الاستوائي لا يكاد يحل ، في هذه الأنواع ، الا وقد وصل الانزلاق الطرفي للكيازمات الى درجة كبيرة فلا يبقى الا عدد قليل من الكيازمات البينية وتكون الحلقة أوالسلسلة سهلة الحركة على الصفيحة الاستوائية • وقد بين أمرسون (١٩٣٦) أن هناك مقاطع وسطية في الانوثيرا لا يقع بها عبور ، ولكن هذه ، بالمنطــوق الوراثي , قصيرة جدا والتزاوج فيها نادر • أما في ريو ديسكولور , وهو جنس وحيد النوع يشبه من حيث الحالة الكروموسومية الاونوثيرا في أنه يمكن أن تتكون به حلقة من اثني عشر كروموسوماً • ولكن بوار حبوب اللقاح به أعلى في درجته • ومن المحتمل جدا أن هذه الأنواع التي تتمتم بدرجة عالية من الخصوبة بالرغم من حالتها الكروموسومية الخليطة المعقدة تتمتع من بنوع من التوجيه خاضع لتحكم جيني دقيق الي حد ما ٠

وهذا ما تنبى، به بشدة دراسات روودز (اتصال شخصى) ، فقد أحدث انتقالا بين الكروموسومين الثالث والخامس فى الذرة حيث انفصسم الكروموسوم الثالث عند السنترومير على نحو يعطى كل ذراع سنتروميرا عاملا واتصل جزء من الكروموسوم الخامس باحدى ذراعى الكروموسوم الثالث (أعطى الرمز ٣٠) ، أما الذراع الأخرى فاتصلت بها قطعة أخرى غير معروف مصدرها (أعطى الرمز سس) ، ونتيجة لذلك فان نباتا يحتوى على

الكروموسوم الثالث العادى مع كسرتى الكروموسوم الثالث (السالفتى الذكر) يتكون به ، في حالة النزاوج التام ، تشكيل ثلاثى الكروموسومات ، ويعطى هذا المركب الانتقال فى احدى سلالات الذرة درجة عالية من بوار حبوب اللقاح حيث ان الكروموسومين ٣٠ و سس يذهبان الى قطبين مختلفين بينما يسلك الكروموسوم الثالث العادى فى توزيعه طريقة عشوائية الى حد ما ، غير أنه فى سلالة أخرى يجرى الانفصال فى الوجدة الثلاثية فى ١٩٠٪ من الخلايا الامية لحبوب اللقاح بحيث يذهب الكروموسوم الثالث انعادى الى أحد القطبين وتذهب الكسرتان الأخريان للكروموسوم الى القطب المقابل وينتج عن ذلك ارتفاع درجة خصوبة حبوب اللقاح ، ففى هذه الحالة يعرف أن التوزيع خاضع السيطرة وراثية ،

ولقد بذلت محاولات في كل من الدروسوفلا والذرة لتعيين أسباب الانفصال غير العشوائي في الأفراذ الخليطة للانتقال • فغي الدروسوفلا عرف مبكرا ، دوبزانسكي (١٩٣٣) وجلاس (١٩٣٥) ، أن الانعزال التفضيلي للكروموسومات في حلقة رباعية يميل الى استعادة الطرز ذات الاكتبال المجموعي عن ظريق التوزيع المتبادل للكروموسومات وأن هذا الموضوع خاص بالانعزال وليس خاصا بتباين العيوية بين الطرز المكتبلة مجموعيا وبين الطرز غير المكتبلة مجموعيا • وانتهى دوبزانسكي الى الاعتقاد بأن الظروف التي تهيمن على الانعزال ترتبط بعملية التلاصق والتزاوج • بينما افترض جلاس أن محور الانفصال الذي يقرره ، الى حد معين ، تساوى أو علم تساوى طول الأذرع الكروموسومية ، هو العامل المؤثر • وتنبيء دراسات براون طول الأذرع الكروموسومية ، هو العامل المؤثر • وتنبيء دراسات براون الأقل يتحدد بوجود الكيازمات • ودرست انتقالات بين كلمن الكروموسومين الأقل يتحدد بوجود الكيازمات • ودرست انتقالات بين كلمن الكروموسومين على الانفصالات المؤدية الى الاكتمال المجموعي قد ساعده تكسوين وجود الكيازمات • ودرسة المجموعي قد ساعده تكسوين وجود الكيازمات • ودرسة المحموعي قد ساعده تكسوين وجود الكيازمات • ودرسة المحموعي قد ساعده تكسوين وجود الكيازمات •

وقد سمحت دراسة برنهام (1929) للعبور في المناطق البينية في بعريف جميع طرز الانفصال سواء كانت متبادلة أو متجاورة بسبب انتقالات النبرة التي تشمل الكروموسوم السادس والمنظم النويي الموجود الحالة النويية في الرباعيات البوغية • وخرج برنهام باستخلاص مماثل لما استنتجه براون وبيبكين من أن تساوى أو عدم تساوى المحاور في المركبات

الانتقالية ليس له تأثير على الانفصال ، بل ان العبور المنخفض يسمع فى الحلقات الرباعية بالانفصال المتبادل بنسبة ٥٠٪ وأن العبور المرتفع يمنع تقريبا التوزيع متجاور ٢٠٠٠ فى الحلقات الرباعية ٠ أما فى السلاسل الرباعية فان الانفصال متجاور ٢٠٠٠ يكون قليلا أو منعدما بغض النظر عن درجة العبور غير أن خصوبة حبوب اللقاح لم تنخفض فى أى من الانتقالات المديدة التى درست عن ٥٠٪ والظاهر أنه فى المنبرة أيا كان النظام القائم للانفصال الموجه فانه فى صف التوزيع المتبادل المكروموسومات

وتلقى الدراسات التي أجراها هيوز ـ شريدر (١٩٤٣ أ) ، وأسترجرن (١٩٥١) بعض الضوء على الكيفية التي تتحرك بها سلسلة أو حلقةمكونة من أكثر من كروموسومين على المغزل لكى تحقق تشكيلات وتسميم بالانفصال المتبادل ختى تعطى جاميطات مكتملة مجموعيا ففي الفاسميد تؤلف الكرومؤسومات الثلاثة $X_1 - X_2 - Y$ سلسلة ثلاثية وخلال التوجيه الذي يجرى في مرحلة قبيل الدور الاستواثى (والذي يشمل الامتطاط السابق للدور الاستوائى) قد ياخذ توجيه السنتروميرات بالنسبة للقطبين أوضاعا مختلفة · فاذا كان توجيه الكروموسومين X الى أحد الاقطابوالكروموسوم الى القطب الآخر فأن هذا الترتيب يستمر الى أن تتم تحركات الدور الانفصالي الانعزال الصحيح غير أنه قد يحدث أن يتجه مبدئيا أحسب الكروموسومين X مع الكروموسوم Y الى أحد القطبين ويتجــــه الكروموسوم X الثاني الى القطب الآخر أو قد يتوجه كل مِن الكروموسومين X الى قطب مخالف بينها يتعلق الكروموسوم Y بينهما • وعلى أية حال فانه تجرى اعادة للتوجيه على المغزل فتغير سنترومير أو أكثر مراكزهاختي يتم توجيه الكروموسومين X الى نفس القطب والكروموسوم Y الى القطب الآخر وقبل اعادة التوجيه توجد الياف مغزلية نصفية • ولكن يبدو أن هذه يجب أن تنحل ثم تتكون من جديد في حالة حدوث تغيير في مرأكن السنتروميرات

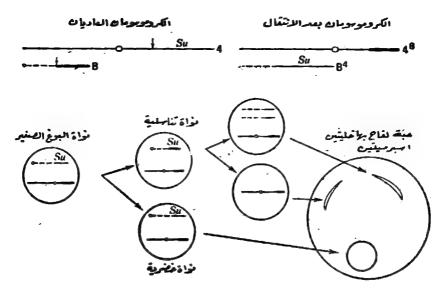
ومن الواضع اذا أن الكروموسومات لا تثبت في الحال في مواضعها بمجرد حلولها في نطاق تأثير المغزل بل آنها تستطيع أن تحدد مراكزها الى أوضاع سابق تقريرها ويجب أن نفترض أنها تخضع للسيطرة الوراثية كما أنه لابد أن يكون للاقتصاد في المكان على المغزل دور في ذلك أيضا ، فمع وجود جسم معين مثل حلقة من أربعة كروموسومات أو أكثر تجد أن

الترتيب المتبوج الذي يمهد للانفصال المتبادل ربما يكون اكثرها كفاءة في توفير المكان و ويعتقد استرجرن أن هذا يتحقق عن طريق اعدادة توجيه الوحدات التزاوجية المتعددة الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية والذي يتضمن أولا توجيه الجانب الفعال من السنتروميرات الى الأقطاب ثم تفاعل متبادل بين السنتروميرات المتجاورة بحيث تتجه الى قطبين مختلفين وكذلك بجذب فعال للسنتروميرات من القطبين و وتبدأ عملية توجيه حلقة من الكروموسومات بأن يستجيب أحد الكروموسومات لفعل الشد ، وبهسنه الحركة تبدأ سلسلة من الأحداث تؤدى الى التوجيه المتواصل لباقى أفسراد ونتيجة لذلك نجد أن الكائنات التي بها درجة عالية من التسوزيع المتبادل ونتيجة لذلك نجد أن الكائنات التي بها درجة عالية من التسوزيع المتبادل ونتيجة لذلك نجد أن الكائنات التي بها درجة عالية من التسوزيع المتبادل (١٩٤٩ أ) القوى اللازمة لاحداث هذه التحركات ولكن لا يمكن للآناعتبارها أكثر من مجرد تخيلات و

الانعزال التغضيلي في اللرة والشيلم:

سبق أن ذكر أن التوزيع التفضيل يحدث مع كروموسومات الطراز B في الذرة • وكما بين رومان (١٩٤٧ أ) يقع عدم انفصال كروماتيب دتي الكروموسوم B في الانقسام الثاني للبوغ الصغير مما ينتج عنه أن تكون احدى الخليتين الاسبرميتين الناتجتين خالية من الكروموسومات B والثانية تحتوى على اثنتين منها • وقد نشأ الشك في حدوث ذلك بعد أن تبين أن النباتات التي تحتوى على كروموسوم واحد فقط من الكروموسومات B يمكنها أن تعطى أفرادا في النسل لا تحتوى على أي منها أو تحتوى عسل كروموسومين • كما أن النباتات التي تحتوى على كروموسومين منها كثيرا من كروموسومين عنها كثيرا ما تعطى في النسل أفرادا تحتوى على آكثر من كروموسومين عنها •

وقد عزا رومان السبب في حدوث التوزيع التفضيلي الى السنترومير (أو المنطقة الهتروكروماتينية المجاورة له) للكروموسوم B وقد أمكن الحصول على انتقال بين الكروموسوم B والكروموسوم الرابع من المجموعة A وكانت القطعة المنقولة من الكروموسوم الرابع الى الكروموسوم تحمل الاليل السائد Su (نشوى) وبذلك يكون النبات الاصيل للانتقال تحمل الاليل السائد Su (نشوى) وبذلك يكون النبات الاصيل للانتقال تحمل الاليل السائد كيب المبين في شكل ٩ ـ ١٢ • وأجريت التلقيحات مع



السلالة المتنحية الأصيلة $\rm SU$ (سكرى) وفي حالة استعمال السلالة نقل (B-4a)) كام ، كانت جميع الحبوب بالتركيب $\rm Su$ $\rm Su$ أن نشوية خليطة ، ولم يحدث عدم انفصال في الكيس الجنيني $\rm sin$ $\rm sin$ أنه في حالة استعمالها كاب كانت نصف الحبوب أو آكثر سكرية وهذا يدل على نقص الكروموسوم $\rm Bd$ الذي يحمل الإليل $\rm Su$ $\rm image <math>\rm sin$ أسياس أن الحليتين الاسبرميتين الني يحمل الإليل $\rm Su$ $\rm image <math>\rm sin$ أن الميضة أو نواة الاندوسبرم الاندماجية نتوقع أن كل حبة سكرية تحمل جنينا يجب أن يشمل تركيبه الكروموسومي الكروموسومين الكروموسوم الرابع الطبيعي والكروموسوم ذا الانتقال $\rm Ba$ وكروموسومين التركيب كما لم يترك الفحص المجهري (الميكروسكوبي) أي شك في أن الكروموسومات الزائدة كانت من الطراز $\rm Ba$ وكذلك أعطى سبعة وعشرون نباتا ينقصها الكروموسوم ألل وعت من الحبوب غير السكرية ، أربعة وعشرين نباتا ينقصها الكروموسوم $\rm Ba$ ولكنها تحمل الكروموسوم الرابع الطبيعي والكروموسوم الرابع والكروموسوم الرابع والكروموسوم الرابع الطبيعي والكروموسوم الرابع الطبيعي والكروموسوم الرابع الناتقية فكانت خليطة الرابع ذا الانتقيال $\rm Ba$ أما النباتات الثلاثة الباقية فكانت خليطة الرابع ذا الانتقيال $\rm Ba$

للانتقال نتجت من انفصال طبيعى • ويدل أيضا الواقع فى أن آكثر من نصف الحبوب كانت سكرية على أن الاسبرم الذى يحمل كروموسومى B آكشر حظا فى الاتحاد مع نواة البيضة عنه مع نواة الاندوسبرم (رومان ١٩٤٧ أ) ولا يعرف السبب فى هذا الاخصاب التفضيلي •

ويبدو أن السبب في عدم انفصال الكروموسوم B في الذرة اثناه الانقسام الثاني في البوغ الصغير يكمن في السنترومير أو المناطق المجاورة له ويدل على ذلك بيانات رومان وكذلك من بيانات سابقة من دراسة كسرات $oldsymbol{F}$ ورأندونف ۱۹۶۱ $oldsymbol{B}$ فالكسرة $oldsymbol{B}$ التي تتكون من سنترومير من طراز B وقدر قليل جدا من الكروماتين المتصل بها , تسلك نفس السلوك مما يشير الى أن سنترومبر الطيراز B مسئول عن هذه العملية الشاذة • ويقترح رومان أن موضع السنترومير ربما يكون له شأن في عدم قدرة الكروموسوم B على الانفصال الطبيعي , حيث ان هذا السنترومير طرفى أو حو كذلك تقريبا في حين أن سسنتروميرات كروموسومات المجموعة A بينية الموضع · ولكن في حالة نشوءكروموسوم طرفي السنترومار من أحد كروموسومات المجموعة A كما حدث مم رودز (١٩٤٠) في الكروموسوم الخامس ، فإن الكروموسوم الناشيء المكون من النراع القصرة ، كان له القدرة على اعطاء كروموسومات صنوية النراعين وكان معدل حدوثه من الجانب الذكرى أعلى منه في الجانب الأنثى • وبينت الاختبارات الوراثية أن تكوين كروموسوم صنوى الذراعين من الكروموسوم المفرد الطرفى السنترومير عمليه تالية للانقسام الميوزى حيث تذهب النراعان الى نفس النواة مع عدم انفضالهما • وليس هناك شك في أن هذه الحالة تختلف عن حالة عدم الانفصال في كروموسومات B في النتيجة النهائية ولكنها تنبىء بأن المسلك الشاذ للسنترومير الطرفي هو المستول عن الحالتين ولا يعرف ما اذا كانت هذه خاصية ذاتية للسنترومير أو للهتروكروماتين المجاور له (أنظر ما يلي) والأمر ينتظر التحديد -

والمرقف في الشيلم كما وصفه مونتسينج (١٩٤٦ ب) يختلف من حيث ميكانيكية العملية • فقد وجد في هذا النبات ثلاثة طرز من الكسر الكروموسومية : (١) كسرة قياسية ذات ذراع طويلة وأخرى قصييرة • (٢) كروموسوم صنوى مستمد من الذراع الطويلة : (٣) كروموسوم صنوى مستمد من الذراع القصيرة • وفي باكورة الدور الانفصالي لأول انقسام

يتلو الانقسام الميوزى تتلكا الكسرة القياسية بين مجموعتى كروموسومات الدور الانقصائى ولها مظهر الوحدة التزاوجية الثناثية وبها كيازمتان بالقرب من السنترومير ويتنافر السنتروميران ليبتعد كل منهما عن الآخر ولكن يعوق انفصال الكروماتيدات كتلة من الهتروكروماتين في الغراع الطويلة ومع ذلك تبقى الذراعان القصيرتان متصلتين الواحدة منهما بالأخرى وعند امتداد المغزل تمر الكروماتيدتان غير المنفصلتين الى الخلية التناسلية في الغالبية العظمى من الخلايا ويسلك الكروموسوم الصنوى الكبير مسلكا مماثلا فيما عدا أنه توجد الآن كتلتان من الهتروكروماتين ، واحدة على كل من جانبي السنترومير ، ومن الواضح أنهما تعوقان الانفصال ثم يمر مثل الكسرة القياسية الى الخلية التناسلية ، أما الكروموسوم الصنوى الصغير فيجرى انفصال كروماتيدتيه بانتظام مما يشير الى عدم وجود مقطع كروماتيني يعوق حركة الانفصال .

ولا نستطيع في الوقت الحاضر غير التكهن بسا يمكن أن تكسون عليه ميكانيكية هذه العملية • فعلى فرض أن الجزء من الكروموسوم الذي يعوق الانفصال هو من الهتروكروماتين فمن المكن أن ينشأ الفشسل في الانقشام اما عن لزوجة موضعية في الكروماتين تقاوم الدفع الانفصسالي للسنتروميرات واما من انشطار طولى خاطئ للكروموسوم الى كروماتيدات في هذه المنطقة • وعلى أية حال فلدينا , في الشيلم كما في الذرة , آمثلة عن كروموسومات تنحو طبيعيا في كل الانقسامات الميوزية والميتوزية ، فيماعدا انقسام واحد ، وأمكن اكتشاف الشذوذ بسبب وجوده في الخلايا التناسلية والامر يستوجب أن نفرض أن بعض الظروف البيئية أو الفسيولوجية في الخلية أثناه الانقسام المعين للبوغ الصسحير هي التي تهيئ الكسرات الكروموسومات العادية المحموعة ويقتصر السلوك الشاذ في الذرة على ناحية الذكر ، وفي الشيلم يبدو أن هناك أيضا قليلا من عدم الانفصال للكسرة في البويضات , ولكن لم يحدد بجلاء الانقسام المعين الذي تقع فيه الظاهرة •

وكان من النتائج الجانبية لهذا البحث ادراك أن الانعزال التغضييل للكروموسومات B قد هيأ ، عن طريق الانتقال مع كروموسومات المجبوعة A ، وسيلة مبتازة لتعيين مجبوعات الارتباط • ويستدعى الأمر لتنفيذ هذه الطريقة في تعيين الارتباط توفير عشرين مركبا انتقاليا مختلفا (يجب

الحصول على انتقال لكل ذراع في كروموسومات A العشر الى كروموسوم B) وقد توافر بالفمل الحصول على عدد من هذه الانتقالات لاجراء الدواسات الوراتية (رودز ١٩٥٥) • فيستخدم النبات الذي يحمل الجين المتنحي المراد تعيين مكانه ـ كالأب الحامل للبذرة وتجلب حبوب اللقاح من نبسات يحمل الانتقال (A-B) مع وجود الاليل السائد في الكروموسوم (A-B) والمستمد سنتروميره من الكروموسوم B • وسيعرض أفراد النسل التي ينقصها والمستمد سنتروميره من الكروموسوم B • وسيعرض أفراد النسل التي ينقصها الكروموسوم B مع جزئه المستمد من كروموسوم A الصفة المتنحية ويهيىء استخدام على تلقيح الانتقال (بقل B-4a)) الذي وصفناه ويهيىء استخدام المطريقة التي يحدد بها مواقع الجينات المتنحية •

وللكروموسوم العاشر في المذرة أهمية كبيرة أيضما بسبب تأثيره على الانعزال التفضيلي (رودز ١٩٤٢ ، ١٩٥٢) • وتعرف صورتان من الكروموسوم العاشر : الطراز الشائع وجوده والذي يسلك سلوكا طبيعيا من جميع الوجوه ، وطراز آخر شاذ يمكن تمييزه مورفولوجيا عن الكروموسوم العاشر العادى بوجود عقدة حتروكروماتينية كبيرة عند نهاية الذراع الطويلة بالاضافة الى طابع كروموميري مبيز في جوار العقدة • وعند دراسة أي من هذين الكروموسومين وهو في الحالة الاصيلة كان الانعزال طبيعيا جدا . وكانت أي جينات على هذا الكروموسوم تعطي نسبا مندلية تماما • أما في النباتات الحليطة للكروموسوم العاشر الشاذ أى الذى يحتوى على كروموسوم عاشر عادی وآخر شساذ , فکافت تعطی نسبا مختلة , وقد وجــد أن ۷۰٪ من الأبواغ الكبيرة تحوى الكروموسوم الشاذ • ولا يرتبط هذا الحيود عن العشوائية بأي جين معين موجود على الكروموصوم ، ولكنه مرتبط تماما مالجزء الذي يحتوى المقدة · وكان الانعزال التفضيلي يحدث أيضا لأيةجينات مرتبطة مع العقدة • ولما كان العبور يقع بين هذين الكروموسومين فانتوزيع الجينات التي يحملها الكروموسوم العاشر العادى كان يتأثر بما يتناسب مع مقدار العبور الذي يحدث بين الجين المين والعقدة •

وفى الذرة ، يتحول البوغ الكبير القاعدى فى الرباعى البوغى الىالكيس الجنينى العامل ، ولهذا فان الكروموسوم العاشر الشاذ لابد وأن يكون توزيعه الى البوغ الكبير القاعدى بمعدل مرتفع نسبيا ، ولما كان الطول الوراثي للذراع الطويلة من الكروموسوم العاشر يبلغ حدا يسمع بتكوين تبادل واحد

على الأقل بانتظام في هذه الذراع ، فهذا يعنى أن كلا من الكروموسومين العاشرين عند انعزالهما في الدور الانفضالي الأول . يكون محتويا على كروماتيدة ذات عقدة وأخرى خالية منها • والمفروض اذا أن الانعلال التفضيلي يحدث في الدور الانفصالي الثاني وأن كروماتيدة الكروموسوم العاشر الشاذ تمر الى القطب السفلي حتى تشملها نواة البوغ الكبير القاعدي •

وقد أمكن ، عن طريق شنوذ أخاص آخر يحدثه الكروموسوم العاشس الشاذ ، الحصول على دليل ينبيء عن السبب في هذا الحيود عن الانعزال العشوائي • فكما أشرنا في الباب الخامس ، يتسبب هذا الكروموسوم أيضا في ظهور سنتروميرات ظاهرية مستحدثة أي أن مناطق من الكروموسومات تأخذ ، على الأقل جزئيا ، وظيفة السنترومير المحددة العادية . وقد بين رودز (١٩٥٢) أن الحركة الانفصالية لهذه السنتروميرات الظاهرية المستحدثة تحل مبكرة وتسبق حركة السنترومير العادية ، وأنه في الدور الانفصالي الشاني وكذلك في الأول تمر كروماتيدة الكروموسوم العاشر الشاذ بسنتروميرها الظاهري بسرعة إلى القطب الأقرب لها • وقد تحدث هذه الحركة قبل أن تنفصل باقى الكروموسومات طبيعيا في الدور الانفصالي • فاذا كان الامر كذلك فان الكروماتيدة العادية تمر الى القطب المخالف عندما يبدأسنتروميرها في أداء وظيفته • فأذا حدثت صنده الحركة السيابقة لأوانها للسنترومير الظاهري في الكروموسوم العاشر الشاذ في الدور الانفصالي الاولواحتفظت الكروماتيدات لتوجيهها حتى الأنقسام التالى فان السنترومير الظاهمسرى للكروموسوم العاشر الشاذ سيكون ، طبقا لذلك أقرب الى القطب القاعسدى (أو العلوى أيضا) • وتتيجة لذلك يكون في مركز يسمع بأن يبدأ حركته قبل أوانها في الدور الانفصالي الثاني الى القطب القاعدي • وفي حالة عدم حدوث عبور أو حدوث عبور مزدوج ثنائي الخيوط في الأذرع الطويلة للوحدة الثنائية الخليطة فأن انعزال الكروموسوم ذي العقدة من قرينه الخالي منها يقم في الانقسام الأول وبذلك لا يكون هناك فرصة للانعزال التفضيلي في الانقسام الثاني •

 العادى لا تتأثر الكروموسومات ذات العقد في توزيعها ولكن اذا وجسد الكروموسوم العاشر الشاذ في الحالة الخليطة فان جميع الكروموسومات ذات العقد يتأثر توزيعها وفرضا وبنفس النظام (الميكانيكيات) الذي يتأثر به الكروموسوم العاشر الشاذ نفسه فانه يتوزع تفضيليا وأي ان الكروموسوم العاشر الشاذ يتسبب في تنشيط العقد الموجودة في الكروموسومات الاخرى لتصبح سنتروميرات ظاهرية مستحدثة حركاتها الانفصالية في الانقسام الميوزي سابقة لأوانها و وعند تصميم اختبارات وراثية بغرض تتبع توزيع الكروموسومات ذات العقد ، فان الجينات الاكثر قربا للعقد يظهر بها أكبر اختلال في النسب المندلية و وهكذا نجد في الكروموسوم التاسع وبه عقدة في النراع القصيرة وأيضا الجينات ملون C وممتلىء Sh ونشوى XX والأخير أقربها الى العقدة المستطرفة وأعطى الموقع C أعظم درجة من الانعزال التفضيل بينما كان الجين XX أقلها

وانه ليبدو من دراسة رودز أن التأثير المحدد في الانعزال التفضيل للكروموسوم العاشر الشاذ يسرى بادى عنى بده من السنترومير المحدد لهذا الكروموسوم وليس من خاصية ذاتية معينة تقبع في العقدة نفسها ويشير الى ذلك مانوحظ من أن كسرة كروموسومية بها عقدة وليس بهسا سنترومير لم يستحدث بها سنترومير ظاهرى في وجود الكروموسوم العاشم الشاذ و فالأمر يبدو كما لو كانت هناك مادة معينة يمكن لها أن تنقل الخواص السنتروميرية و فتسرى هذه المادة من السنتروميرعلي طول الذراع الى المقدة حيث تستقر وتركز نفسها في كميات تكفي لاضفاء وطيفة السنترومير الظاهرى على العقدة و

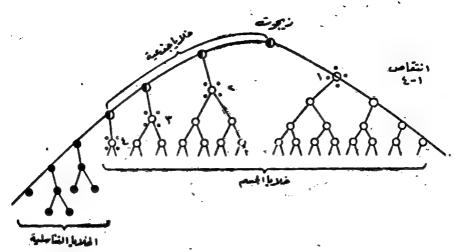
انتقاص حجم الكروموسومات واستبعادها

يذكر عادة عند تقديم الحقائق الأولية لعلمى الحلية والوراثة أن التراكيب الكروموسومية للخلايا التناسلية وللخلايا الجسمية متساوية • وهذا بوجه خاص صحيح في النبات حيث أن الحلايا المرستيمية التي ينشأ منها , في أية مرحلة من دورة الحياة , أعضاء خضرية يمكن أن تعطى في مرحلة أخرى بعد ذلك أنسجة بوغية يجرى بها الانقسام الميوزى • والحقيقة المعروفة ، بانه ذلك أنسجة بوغية يجرى بها الانقسام الميوزى • والحقيقة المعروفة ، بانه

يمكن تكوين اسباط صنوية في النبات عن طريق التكاثر الخضري ، لهي برهان عملي لهذا الغرض الذي تنطوى عليه ، غير أنه ، في كافير من الحيوانات يتم ارساء النسيلة الخلوية التناسلية في دور مبكر جدا من التكوين الجنيني للفرد ، وعلى الرغم من أن الأمر لا يستلزم فصل هذه الخلايا عن خلايا الجسم بالمفهوم الفسيولوجي فانه يمكن بالمفهوم الوراثي اعتبارها كذلك ، وقد أصبح من الجلى تماما الآن أنه يمكن للخلايا الجسمية ، في كثير من الأنواع أن يجرى بها تغيرات سيتولوجية من أنواع مختلفة به البعض عشه والبعض خاص بأعضاء مختلفة به بينما تحتفظ الخلايا التناسلية أو بواديها بالتركيب الكروموسومي الأصلى ، وهذا ، من وجهة النظر التطورية ، شرط ضروري حيث أن استمرار ثبات الأنواع يتوقف على استمرار ثبات سلوك الخلايا في النسيلة التناسلية ،

ومن ناحية اخرى ، تمثل الخلايا البسمية في الحيوان طريقا مسدودا لا يؤدى الى شيء وتفقده العشيرة بموت الفرد ، ولا تؤثر التغيرات البسمية في التركيب فيه الا على ذلك الفرد ، ومع هذا فان التغيرات البسمية في التركيب الكروموسومي يجب أن تكون منتظمة الى حد معقول وألا تكون قاسية الى درجة تحدث اخلالا بالتوازن الوراثي في الخلايا التي تقع فيها هذه التغيرات ، وذلك فيما عدا التغيرات ذات الطبيعة الطارئة ، ولذلك فانه ليس من المدهس أن تجد التغيرات البسمية في العدد والشكل الكروموسومي من مميزات الانسجة المختلفة التي تتضمنها ، كما تعرض نوعية تتميز بها الأنواع ، وقد كان بوفرى أول من أبرز أن التركيب الكروموسومي في الخلايا الجسمية وفي النسيلة الخلوية التناسلية ليس واحدا في الاسكارس ميجالوسفلا ، ومن هذا الوقت وجد أن هذا منتظم الوقوع في عدد من الانواع وبصفة خاصة في مجموعات معينة من الحشرات ، غير أن التغيرات ليست بمقصورة على الخلايا الجسمية فانه يعرف بوقوع تغيرات لا تقبل عنها درجة في النسيلة الخلوية التناسلية بل قد يصل التغير في بعضها الى حد يكاد يخرجها عن الخلوية التناسلية بل قد يصل التغير في بعضها الى حد يكاد يخرجها عن الخلوية التناسلية بل قد يصل التغير في بعضها الى حد يكاد يخرجها عن الخلوف ،

ومن المكن ، في الاسكارس ، تتبع التكوين المنفصل للنسيلة الخلوية التناسلية في دقة ، فعند مرحله الخليتين للجنين يمكن تمييز الخلية الجذعية ، التي ستعطى النسيلة الخلوية التناسيلية ، من البلاستوميرة زميلتها التي ستنقسم لتعطى خلايا جسمية فقط ، فالانقسام الأول للزيجوت انقسام



شكل ٩ ــ ١٣ : بيان تخطيطي لعملية الانتقاص الكروموسومي كما تقع اثناء الانقسامات التفلجية الأولى في الاسكارس •

عادى (شكل ٩ – ١٣) حيث يمكن بوضوح رؤية الكروموسومين الطويلين وأطرافهما الصولجانية الشكل وعند الدور الاستوائي يتصل الجسسة الوسطى من كل كروموسوم بالمغزل بينما تتأرجع الأطراف في حرية في النيتوبلازم وفي الانقسام الثاني تسلك كل من الخليتين منحى مختلفا عن الأخرى وفاطلية البادية للخلايا الجسمية تصل الى الدور الاستوائي بطريقة عادية ولكن ، في الدور الانفصالي ، يفقد الكروموسومان أطرافهما الثقيلة بينما يتفتت الجزء الوسطى الى عدد من الكروموسومات الصغيرة وتكون الخلايا الناتجة أصغر حجما من الخلية الجذعية وتكون نوياتها أصغر وفي جميع الانقسامات التي تتلو ذلك تعرض هفه الخلايا على الصيفيعة وفي جميع الانقسامات التي تتلو ذلك تعرض هفه الخلايا على الصيفيعة الاستوائية الكروموسومات الصغيرة العديدة ويسلك كل منها بعسسدئة ككروموسوم مستقل تماما يملك كل منها سنتروميره الخاص وككروموسوم مستقل تماما يملك كل منها سنتروميره الخاص والمناه الكروموسوم مستقل تماما يملك كل منها سنتروميره الخاص والمناه المناه الملك كل منها سنتروميره الخاص والمناه الملك كل منها سنتروميره الخاص والملك كل منها سنتروميره الخاص والملك كل منها سنتروميره الخاص والملك كل منها بعسه والملك كل منها سنتروميره الخاص والملك كل منها بعد ولكنه ولكن

أما الخلية الجذعية , فتنقسم طبيعيا في الانقسام الثاني ، غير أن الخليتين الشقيقتين الناتجتين تختلف طاقات كل منهما فتبقى واحدة منهما كخلية جذعية ، أما الثانية فتسلك كالخلية الجسمية الأخرى في أنه يجرى بها الانتقاص الكروماتيني والتفتت الكروموسومي وتستمر هذه العملية حتى

الانقسام التفلجى الخامس الى أن يصل الجنين الى مرحلة الست عشرة خلية وعند هذه المرحلة تغوص الخلية الجذعية فى داخل كتلة الخلاياحيث تصبح الخلية الانشائية التناسلية الاولى وهنا تتكاثر بانقسامات ميتوزية عادية لتنشأ منها خلايا الغدة التناسلية وتضمن هذه العملية أن النسيلة الخلوية التناسلية هى وحدها التى تحصل على الكتلة الكروماتينية الكاملة التى كانت فى الزيجوت المخصب و

ولا تزال أهمية ومعنى عملية الانتقاص غامضين ولكن يبدو بكل وضوح أن الأطراف التى انتقصت من الكروموسومات هى الهتروكروماتين فوجود هذا الهتروكروماتين ليس ضروريا لتكوين الخلايا الجسمية ،ويبدو معقولا أن نفترض أنه ضرورى لتكوين الخلايا التناصلية حتى بالرغم منعدم امكان إسناد أية وظيفة ايجابية له ويظل العدد الكروموسومى فى الخلايا التناسلية اثنين (اثنان فى صنف يونيفلنز واربعة فى صنف بيفلنز) وهناك بعض الشك حول العدد المضبوط للكروموسومات الصغيرة وقد وود أنها من ٢٥ - ٧٢ فى يونيفلنز ومن ٢٦ - ١٤٤ فى بيفلنز وكما أنه لا يوجد ما يؤكد أن العدد واحد فى كل من الجنسين ولما كان من المؤكد أن كلا منها له سنتروميره الخاص ، فمن المؤكد تماما أن الكروموسومات الكبيرة فى النسيلة الخلوية التناسلية متعددة السنتروميرات و ونفس هذا الطراز من الانتقاص الكروماتينى يحدث فى نوع آخر من الاسكاريدى ولكن يظهر أنه غير موجود فى عائلات النيماتودا الأخرى و

ومن المعتقد أن الانتقاص يحدث أيضا في الخنفساء ديستيكاس وفي بعض حشرات العائلة الحرشفية الأجنحة ١ لا أن الانتقاص الكروماتيني في هذه الكائنات يقع في مراحل متأخرة من التكوين (ويلسون ١٩٣٥) • ففي الديستيكاس يظهر أنه يحدث في الغدة التناسلية حيث لا تعطى الانقسامات الأربعة الأخيرة في النسيلة التناسلية الا خلية أمية بيضية أولية واحدة مع خمس عشرة خلية مغذية (حاضنة) • وتحتفظ الخلية الأمية البيضية فقط بالكروماتين الكامل • ولا يقع الانتقاص في العائلة الحرشفية الأجنحة حتى بالكروماتين الكامل • ولا يقع الانتقاص في العائلة الحرشفية الاحتمال انقسامات نضج البيضة • ولا يزال الأمر محتاجا ألى بيان ما أذا كان الانتقاص فيها يشبه فقد الهتروكروماتين في الاسكارس أو لا • وهناك الاحتمال في الوردالكلابي والسيارا وبعوض الأورام وليس فقدا لنهايات الكروموسومات •

ورد الكانينا , روزاكانينا , وأقاربه أنواع خماسية المجموعة هجينية الاصل ، والعدد الكروموسومي في الخلايا الجسمية هو ٣٥ (العسمدد الأساسي للجنس روزا هو ٧) • وفي كلتا عمليتي تكوين الأبواغ الصغرة والأبواغ الكبيرة نجد سبعة أزواج من الكروموسومات النظيرة على حيثة وحدات تزاوجية ثنائية مع ٢١ كروموسوما مفردا ترتب نفسها على الصفيحة الاستواثية أثناء الانقسام الميوزي (تاكهولم ١٩٢٢ ، جوستافسون ١٩٤٤) ٠ ويجرى الانفصال بانتظام في الوحدات الثناثية السبع التي تكون كيازمات والتي يفرض حدوث العبور بها ، لتعطى كل حبة لقاح وكل كيس جنيني مجموعة كاملة من سبعة كروموسومات ، أما الواحد والعشرون كروموسوما مفردا فتنحو مسلكا مخالفا تماما ويتوقف ذلك على طراز الخلية • ففي الخلايا الامية للابواغ الصفيرة تنفصل أولا كروموسومات الوحدات الثناثية وتمر الى القطبين ، ثم تتبعها فيما بعد الكروموسومات الأحادية بعد أن تكون قد انقسمت انشطاريا ويصحب مرور الكروموسومات الأحبادية الى القطيين بعض الشذوذ فقد تفشل أحيانا بعض الكروموسومات في الانضواء في نواة الدور النهائي • وفي الانقسام الثاني للعملية الميوزية يتشابه السمسلوك فتنفصل بانتظام كروماتيدات الكروموسومات التي سبق تزاوجها بينما تحاول الكروموسومات الاحادية أن تنقسم ثانية • ويتبع ذلك درجة أكبر من عدم الانتظام وتفشل غالبيتها في الوصول الى الأقطاب • وتفقد هــذه الكروموسومات في السيتوبلازم • وتحتوي معظم الابواغ الصغيرة التي يمكن أن يجرى بها الانقسام لتكوين نواة الانبوبة والنواتين التناسليتين على سبعة أو ثمانية أو تسعة كروموسومات ، ومن بين هذه تكون اللجواغ التي تحتوي على الكروموسومات السبعة المستمدة من الوحدات الثنائية الأصلية هي الأبواغ التي يكون لها فرصة أكبر في البقاء وتحقيق الاخصاب بسبب محتواهاالمتزن ويعشر أحيانا على بعض نباتات غير مكتملة مجموعيا مما يدل على أن بعض حبوب اللقام غير المتزنة يشترك أحيانا في الاخصاب • ولكن هذه النباتات ما هي الا بعض الشواذ وليست القاعدة •

أما في عملية تكوين الأبواغ الكبيرة فيتكون بالمسل سبع وحدات تراوجية ثنائية ولكن بدلا من أن تتوزع الكروموسومات الأحادية بغير نظام كما يحدث في الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ، فانها تتجمع مبكرة قبسل الأوان عند الطرف النقيري للمغزل وعند هذا الطرف تنضم اليها الكروموسومات السبعة المنفصلة من الوحدات الثنائية وتتضوى جميعا في نواة

الدور النهائى • ويسير الانقسام الثانى للعملية الميوزية طبيعيا ليعطى رباعيا طوليا من الأبواغ الكبيرة مكونا من بوغين كبيرين فى الحجم فى الناحية النقيرية ويحتوى كل منهما على ٢٨ كروموسوما ومن بوغين صغيرين فى الحجم يحتوى كل منهما على سبعة كروموسومات فقط ويكون واحد من البوغين الكبيرين فى الحجم الكيس الجنينى • وبالاخصساب بنواة أسبرمية تحمل سسبعة كروموسومات يستعاد ثانية العدد الجسمى (الميتوزى) وهو ٣٥ •

ومن الواضع أن الانعزال الوراثي يمكن أن يحدث في ورود الكانينا فقط للجينات الواقعة على أي من كروموسومات الازواج النظيرية السبعة • أما فيما يتعلق بالكروموسومات الأحادية فوراثتها أمية تماما ، حيث تنتقل هذه الكروموسومات ككتلة واحدة خلال الكيس الجنيني ويمنع عسمام تناظرها الواضع مم الكروموسومات الأساسية السبعة ، وكذلك فيما بينها , حدوث أي عبور بنين جيناتها و وفيما عسدا بعض الأنسواع ذات ١٤ و ٢٨ كروموسوما فان مجموعة كانينا من الورود تتميز بوجه عام بالنظام الذي وصف الآن ٠ وقد أطلق داولنجتون (١٩٣٧) على هذا النظام اسم طراز الوراثة النصف الصنوية • وهي تتشابه مع نظام المركبات الانتقالية في الاونوثيرا في أنها تسمح لهجين بأن يكون صادق التوالد • ويمكن تهجين ورود الكانينا فيما بينها دون قيود , ويبدو أن الأزواج السبعة ثابتة في كل أنواع المجموعة • فاذا كان الأمر كذلك ، فمن المحتمل أنها تحافظ على خصوبة وثبات الطراز في حين أن الكروموسسومات الأحادية تهييء مصدرا للتصنيف • الا أنه يمكن أيضا اتخاذ الرأى المناقض بأن الكروموسومات الأحادية تهيىء ما يمكن اعتباره طريقة لاجنسية للوراثة بينما تسمح الوحدات التزاوجية الثنائية بتكوين اتحادات جديدة •

الوراثة السيتولوجية للسيارا:

يظهر الجزء الأدنى من ذات الجناحين من الرتيبة (تحت الرتبة) ،
نيماتوسيرا ، تنوعا واسعا من الشنوذ الميوزى الذى استتب على انه من
خصائص العائلة (هوايت ١٩٤٦ ، ب) • ففى عائلات تيبيوليدى (ذباب
البشاروش) وليمونيايدى وسيلندروتوميدى وكولسييدى (البعوض)
وكيرونوميدى (الهاموش) نجد أن عملية تكوين الاسبرمات طبيعية منحيث
أن الكيازمات تتكون فى الوحدات التزاوجية الثنائية بانتظام • بينما فى

البيبيونيدى (ذباب مارس) والاسكاتوبسيدى تتكون الوحدات الثنائيسة في الاسكاتوبسيدى ولكن دون وجود كيازمات ، وعليه يفرض عدم حدوث عبور • أما في السيارادى وفي السيسدوميدي (ذباب الأورام النباتية) فنجد أن عملية تكوين الاسبرمات قد أصبحت معقدة جدا وتتميز كل من المجموعتين بمسلك معقد عجيب • وليس لدينا للآن أية معلومات مؤكدة عن الأهمية التطورية لهذه الخصائص الغريبة في السلوك الكروموسومي ولا عن الطريقة التي نشأت بها ، ولكن لها من الأهمية ما يكفى لجعلها تستحق بعض الاهتمام •

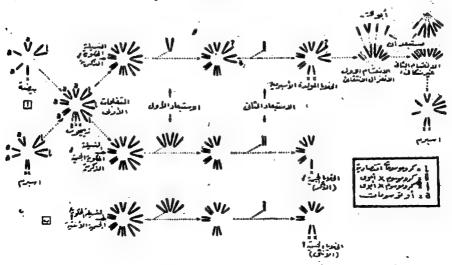
يتمتع الجنس سيارا بنظام كروموسومى فريد بحيث يمكن وضعه وحده فى طراز منفصل عن الكائنات الجنسية العاملة الأخرى • ولقد أثارت خصائصه الغريبة كثيرا من الباحثين مما نتج عنه أنه بالرغم من حيود طرق الانقسام الخلوى ، فأن الدورة الكروموسومية وطراز الوراثة فيه أصبحت معروفة جيدا الى حد معقول • وجميع الأنواع فى هذا الجنس تنحو نفس المنحى الى حد كبير ، مما يجعل الوصف الذى سيعطى عن السلوك فى سياراكوبروفيلا ممثلا مقبولا لهذا الجنس •

فى معظم الكائنات ، يوجد فرد واحد على الأقل من كل زوج كروموسومى فى كل خلية من خلايا الجسم • وهذا ناشى ، بالطبع ، من اسهام البيضة والاسبرم الى الزيجوت بمجموعتين متكافئتين من الكروموسومات • الا أن النسيلة الحلوية التناسلية فى السيارا يوجد بها ، الى جانب المجموعة الأساسية المكونة من أربعة أزواج من الكروموسومات ، كروموسوم غير عادى أو آكثر مختلف فى المظهر والسلوك • وهذه هى الكروموسومات الاقتصارية • وقد سميت بهذا الاسم بسبب اقتصار وجودها على النسيلة الخلوية التناسلية والظاهر أن مذه الكروموسومات خالية من الجينات بالمعنى المألوف للكلمة • ويمكن تمييزها أثناء نمو الحلايا المغذية (الحاضئة) والحلايا الأمية الاسبرمية الأولية بمظهرها الهتروبكنوزى • ويجسرى استبعادها من نويات الحلايا المسمية خلال المراحل الأولى لتغلج الجنين فتطرد داخل السيتوبلازم حيث تتلاشى •

وعملية تكوين البيضات في السيارا طبيعية من جميع الوجوه فيجرى التلامن والمبور والانفصال على نحو عادى منتظم و ولا توجد الخصائص

الغريبة للانفصال والسلوك الا في الذكور • وهذا يصبح واضحا من البداية بالاسهام غير المتعادل للزيجوت من البيضة والاسبرم ، فتحتوى نواة البيضة محسوعة أحادية مكونة من كروموسوم لا واحد وثلاثة اتوسرومات وكروموسوم أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية • ويشير الدليسل الوراثي الى أن هذه قد تكون مستمدة من الأب أو الأم ، اذ أن الانعزال أثناء تكوين البيضات يكون عشوائيا • غير أن الاسبرم يسهم ، الى جانباسهامه بواحد أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية ، بكروموسومين لا شقيقين وثلاثة أو توسومات جميعها مستمدة من الأم •

ويبين السكل ٩ ـ ١٤ الطريقة التي ينشأ بها هذا الشدود في السيارا فالانقسام الأول للخلية الأمية للإسبرمات هو في أساسه انقسام (ميتوزي) وحيد القطب ، يفصيل الكروموسومات الأمية من نظيراتها الأبوية ويظهر أن الكروموسومات لا تتجبهر وتوجه نفسها على الصفيحة الاستوائية كما هو المعتاد بل تبدأ تحركات الدور الانفصيالي من موضيع وأجوال تبدو كأنها دور تنهيدي ، فتتحرك الكروموسومات الامية الى القطب الوحيد بينما تتراجع الكروموسومات الأبوية بعيدا عن القطب بالرغم من أن سنتروميراتها موجهة نحو القطب ، وهذا صحيع فيما يتملق فقط بالكروموسيمات ، أما الكروموسومات الاقتصارية ، بصرف النظر عن مصدرها والاوتوسومات ، أما الكروموسومات الاقتصارية ، بصرف النظر عن مصدرها



شكل ٩ ــ ١٤ : التاريخ الكروموسوهي أثناء تكوين الجسم وتكوين الجاميطات في ذكر سيارا كابروفيلا ٠ واثناء تكوين الجسم في الانثى يتبع تكوين البيضات مسلكا عاديا ٠

فانها تمر دائما مع الكروموسوم X المستمد من الأم والأتوسومات الى الخلية الأمية الثانوية للاسبرمات • وتجتمع الكروموسومات الأبوية التى تراجعت بعيدا عن القطب فى برعم صغير يتحزز وينفصل ويتلاشى • فالذكور فى السيارا لا تنقل أبدا ، لهذا السبب ، أية صفات من مصدر أبوى •

وكذلك فان الانقسام في الخلية الأمية الثانوية للاسبرمات المفسردة الباقية يكون غير عادى وغير متعادل وفهو في أساسه انقسام انشسطارى فيما عدا كروموسوما واحدا يكون سابقا ومبكرا في مظهره وسلوكه عن الآخرين وخلافا للانقسام الأول يكون المفرل ثنائي القطب وتصل الكروموسومات الى الصفيحة الاستوائية بطريقة عادية وغير أن الكروموسوم المبكر يمر الى أحد القطبين قبل ابتداء حركة الدور الانفصالي لباقي الكروموسومات ، وحيث انه يكون في حالة اتقسام طولى فان كلتا شطرتيه تمران معا الى نفس النواة وثم تتم الحركة الانفصالية لباقي الكروموسومات لتعظى نواتين غير متساويتين في تركيبهما وتصبح الخلية التي تحمل شطرتي الكروموسوم المبكر الاسبرم العامل وتتلاشي الأخرى وعن طريق انتقالات بين الكروموسوم لله وبين الاوتوسومات أوضحت كراوس (أو المنطقة المجاورة له) هو المسئول عن المرور المبكر الى نواة الاسبرم العاملة و

وتتبع الطريقة التى تستبعد بها الكروموسومات الاقتصارية من الخلايا الجسمية طابعا فريدا ثابتا ' وكما ذكرنا سابقا ، يحتوى الزيجوت على ثلاثة كروموسومات X (اثنان منها مستمدان من الأب) وثلاثة أزواج من الأوتوسومات , وواحد أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية (يبين شكل الاوتوسومات , وواحد أو أكثر من الكروموسومات الاقتصارية الافى قليل من انقسامات التفلج الأولى , ثم تستبعد الكروموسومات الاقتصسارية في الانقسامين الخامس أو السادس , حيث تدخل في عملية تبدو كأنها الانكماش الطبيعي في الدور التمهيدي وتصل مع باقي الكروموسومات الى العناد الكروموسومات الى تبدو نهاياتها المستطرفة غير قادرة على الانفصال التام الى كروماتيدتين ونتيجة لذلك تترك الكروموسومات الاقتصارية في وسط المغزل ولا تنضوي ونتيجة لذلك تترك الكروموسومات الاقتصارية في وسط المغزل ولا تنضوي في النواتين الشقيقتين و والمفروض أن ضربا من الاضطراب المعين تماما في

كيمياء هذه الأجسام الهتروكروماتينية هو المسئول عن عدم القدرة عسل الانقسال و ولكن لا تبدو أية بادرة على ذلك حتى تبدأ الحركة الانفسالية ويقترح هوايت (١٩٥٤) أن الموقف قد يكون مماثلا أو على الأقل مواذيا لسلوك الكروموسوم ٢ في ذكور النسبة الجنسية في البروسوفلا •

وهناك استبعاد آخر لبعض الكروموسومات من الخلايا الجسسية يقيع عند الانقسام التفلجي السابع أو الثامن وفي هذه المرة , يشمل الاستبعاد الكروموسوم X وتشبه جدا طريقة الاستبعاد تلك التي تستبعد بهسسا الكروموسومات الاقتصارية عير أن الظروف تختلف تبعا لما اذا كان الجسم سيكون لذكر أو لأنثى ويتوقف ذلك على الأنثى التي أنتجت البيض (أنظر بعده) وفاذا كان مقدرا له أن يكون ذكرا فيقع الاستبعاد لكروموسومين X كلاهما من أصل أبوى ونتيجة لذلك يكون جسم الذكر فالتركيب X واحد ويكون أيضا من أصل أبوى وتتيجة لذلك يكون جسم الذكر فالتركيب X والتركيب X والتركيب X

وهناك استبعاد ثالث يتم بعد رحيل الخلايا التناسلية الى موضيعها الجونادي المستقبل ، وفي هذه المرة يكون الاستبعاد للكروموسوم X الأبوى الزائد ، غير أن طريقة الاستبعاد تختلف في هذه الحالة عن الحالات التي سبق وصفها • وتبعا لبرى (١٩٤١) يقع الاستبعاد في نويات في طور الراحة فيمر الكروموسوم X مباشرة خلال الغشاء النووي الى السيتوبلازم حيث يتلاشي • ولابد أن يكون هناك استبعاد لواحد أو لاكثر من الكروموسومات الاقتصارية في النسيلة الحلوية التناسلية أيضا ، ولو أن هذا لم يوصف سيتولوجيا للآن • وهذا الافتراض ضروري حيث ان عدد الكروموسومات الاقتصارية يظل ثابتا تقريبا من جيل الى آخر • وهذا بالرغم من أن الاسبرم ينقل محتوى كاملا من الكروموسومات الاقتصارية بالاضافة الى ما تجيء به البيضة • ونتيجة لذلك فان الحلايا التناسلية الذكرية والانثوية تكسون متماثلة في التركيب الكروموسومي ويجب أن نفرض أن النسيج التناسلي يصبح مبيضا أو خصية تبعا لتركيب الخلايا الجسمية •

ويبقى أن نعلل النظام الذى يمكن به للزيجوتات المتماثلة فى التركيب الكروموسومى أن تنمو الى ذكور أو الى أناث • ويظهر من الدراسات، الوراثية التي أجريت أن الذكر عديم الأهمية فى تعيين الجنس • وعموما فان سيارا

كوبروفيلا تعطى ذرارى وحيدة الجنس ويبدو أن الانات التى تعطى ذكورا. تختلف عن التى تعطى اناثا فى نوع الكروموسومات X الموجودة فى الأم وعلى أساس وجود نوعين من الاناث فى العشيرة بأعداد متساوية ، فقد فرض أن الأنثى التى تعطى اناثا تكون خليطة XX والتى تعطى ذكورا تكسون متماثلة XX ، ولم يكتشف سيتولوجيا أى فسرق بين نوعى الكروموسوم X ، وربما كان الفسرق لا يعدو أن يكون وراثيا ؛ وعلى أية حال فسان التركيب الوراثى للأم هو الذى يعين نوع الاستبعاد الذى سيحدث فى الخلايا الجسمية وهذا بالتالى يعين الجنس ، غير أنه تعرف سلالات من السيارا البسمية وهذا بالتالى يعين البلات المسماة وحيدة الجنس فانه ينتج أحيانا ذكر ضمن ذرية جميعها اناث ، والعكس بالعكس ، أما في سيارا أو سيلاريس فيوجد فرق سيتولوجي بين السلالات الوحيدة الجنس والسلالات ثنائية الجنس ، حيث أن السنترومير في أحد أوتوسومات الأولى طرفي بينما هو في المائية متوسط الموقع ، أما اذا كان هذا الفرق يفسر الاختلاف في الجنس في الأنسال أو لا يفسره فهو أمر سيظل مفتوحا للنقاش ، وخصوصا وأن أحد الأوتوسومات هو أساس الفرق بين الطرازين المجموعين للكروموسومات ،

سيتولوجيا ذباب الأورام النباتية

تعتبر السيسيدوميدى من الوجهة التقسيمية قريبة للسيارادى وبالمثل هناك تشابه عجيب فى الدورات الكروموسومية الشاذة ذاتها فى المجموعتين ، فى نفس الوقت الذى توجد فيه تفارقات فى السلوك الميوزى لا تقل اثارة (رايتبرجر ١٩٤٠ ، هوايت ١٩٥٠) • وكما فى السيارا ، يوجد فى السيسيدوميدات طرازان من الكروموسومات : المجموعة الأساسية من الكروموسومات كل التي توجد فى كل من خلايا الجسم وخلايا النسيلة التناسلية ، والكروموسومات على النسيلة التناسلية وتستبعد من خلايا الجسم فى انقسامات التفلج المبكرة • ويتباين عدد الكروموسومات عليا تباينا واسعا من نوع الى آخر • فبينما نجد أن عدد الكروموسومات الاقتصارية فى السيارا ، هو النين أو ثلاثة (ويصل الامر الى غيابها فى بعض الانواع مثل سيارا رينولدزى) فان عددها فى ذباب الأورام النباتية التى درسها هوايت

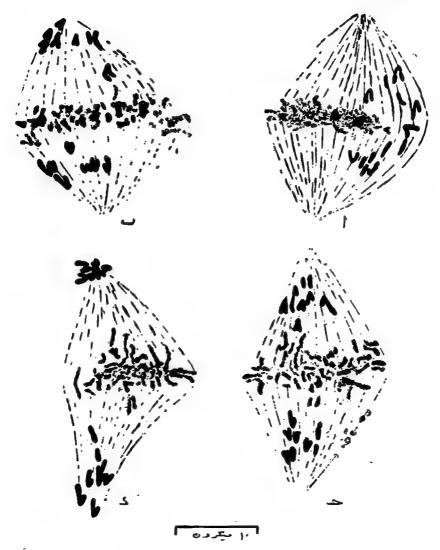
یتراوح من ١٦ (في تریشورنومیا حیلیانثي) الى أنّ تبلغ في الارتفاع الى ٥٦ (في أولیجارسز بارادوكسس) ٠

وبتوقف استبعاد الكروموسومات E أثناء الانقسامات الميتوزية الأولى على موضع النويات الجنينية • فالنويات التي تقع في سيتوبلازم المع تتخلص من كل كروموسسومات E التي بها , بينما تحتفظ النويات القطبية , والمقدر لها أن تصبح نويات خلايا النسيلة التناسلية بكامل هيئتها الزيجوتية من الكروموسومات (شكل ٩ _ ١٥) • والطريقة التي تستبعد بها هذه الكروموسومات لا تخرج عن الطريقة الموجودة في السيارا • فلا يظهر فرق بين الكروموسومات الا والكروموسومات الله في الشكل أو السلوك حتى بده الدور الانفصالي ، وعندها تنفصل الكروموسومات تماما وتمر الى القطبين • غير أن الكروموسبومات ١٤ تبدأ حركتها تجاه القطبين عند السنتروميرات كما يتبين من واقع انفراجها وظهـور التوتر عنــد هذه المناطق ولكن تفشل الكروماتيدات في الإنفصال على مدى طول الأذرع • ونتيجة لذلك , تبقى الكروموسومات ت معلقة بين القطبين ولا تدخيل في نواتي الدور النهائي • وقد اقترح هوايت أن تشابك الحلزنة أو لزوجة بعَض المادة المغلفة للكروموسومات هو الذي يمنع انفصالها • والاقتراح الأخير يجد الكشير من المواقع الى صف ، حيث أن الهتسروكروماتين المفروض أن الكروموسومات 🗷 مكونة منه , يبيل الى أن يصبح لزجا تحت ظروف معينة

ومع أن وقت استبعاد الكروموسومات يكون مبكرا خلال التكوين الجينى فهو يتباين من نوع الى آخر ، فغى جنس المياستور ، الذى اكتشفت فيه ظاهرة الاستبعاد منذ سنين عديدة ، يحدث الاستبعاد في الانقسام التفلجي الثالث أو الرابع وفي المونارثروبالبوس في الانقسام الخامس ، وفي الاوليجارسر يجدث استبعادان : ففي الانقسام الثالث أو الرابع يمر خمسة وخمسون من الستة والحمسين كروموسوما الى السيتوبلازم بينما يفقد واحد فقط في الانقسام السادس أو السابع أو الثامن ،

ويزعم هوايت أن تعيين الجنس في السيسيدوميدي يماثل الموجود في مجموعة السيارا • فاذا كان الامر كذلك ، فلابد من وجود استبعادات اضافية لبعض من الكروموسومات S في الحلايا الجسمية للذكر حيث انها تحتوي

على عدد كروموسومى يختلف عن الموجود فى الانثى • فمثلا فى المياستور يوجد ٤٨ كروموسوما فى الخلايا التناسلية و ١٢ فى الخلايا الجسمية للانثى وستة فى الخلايا الجسمية فى الذكر • وفى التاكسوميا تاكسيا يوجد • ٤ و ٨ و ٣ على التوالى • فيستبعد ٣٢ فى الجلايا الجسيمة للانثى و ٣٤ فى الخلايا الجسمية للذكر •

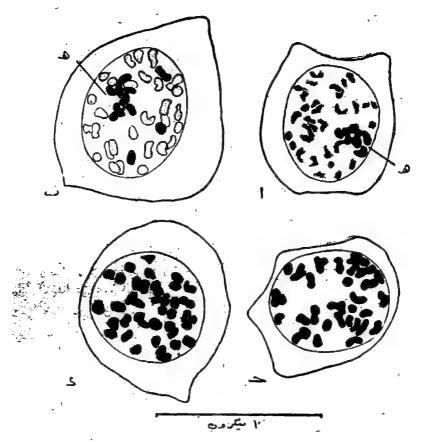


شكل ٩ ـ ١٥ : انقسامات ميتوزية ـ استبعادية عند الانقسام التفلجي الخامس في جنين السيسدوميد مونارثروبالبوس بوكناى •

ولكى تكون عملية الاستبعاد مستولة عن تعيين الجنس يجب أن يشمل الاستبعاد . في الخلايا الجسمية للذكر على الأقل كروموسومات X معينة • وعلى ذلك يبكس تمثيل الكروموسومات X في الهيئة الكروموسومية للتاكسوميا يبكس تمثيل الكروموسومات X في الهيئة الكروموسومية للتاكسوميا والم AA BB $X_1X_1X_2X_2$ والم AA BB $X_1X_1X_2$ اعتبسار أن AA و BB أزواج أتوسومية وأن X_1 و X_2 كروموسومات تعيين الجنس و تتيخة لذلك فأن الخلايا الجسمية تكون من الطراز X_1 وينشأ تعيين الجنس من استبعاد معين لأحد الكروموسومين X_2 ولأحد الكروموسومين X_3 والم النباع في بعض الأنواع عن وجود ذراري وحيدة الجنس ، بالاضافة الى زراري ثنائية الجنس ، الى احتمال وجود طرز مختلفة من الكروموسومات X_3 تؤثر على طبيعة الذراري من ناحية الجنس في ذباب الأورام النباتية مثلها في ذلك مثل السيارا •

والمعالم العامة لعملية تكوين الاسبرمات متماثلة في جميع أنواعمجموعة ذباب الأورام النباتية التي درسها هوايت • وبصفة عامة تكون الكروموسومات عتروبكنوزية في المراحل الأولى للدور التمهيدي للانقسام الميوزي ، كما الفرق في الاصطباغ مع حلول الدور الاستواثي الأول • غير أن المراحيل العادية للدور التمهيدي الميوزي لا تظهر ، فلا يحدث تلاصق وتبعا لذلك لا تتكون كيازمات ولا وحدات تزاوجية ثنائية ٠ ويتكون المغزل الميوزي فيدور قبيل الاستوائي ويكون مخروطي الشكل ذا قمة مديبة وقاعدة عريضة • وقد وصف مثل هذا المغزل في السيارات على أنه أحادى القطب ولكن هوايت يقترح أنه قد يكون ثنائي القطب باعتبار قمة المخروط قطبا عاديا فعسالا والقاعدة قطبا متفرقا غير فعال • وينبع هذا الاقتراح من الحقيقة في ان نواتين تتكونان بانتظام ويقطع الجدار الخلوى عناصر المغزل ولكن لما كانت كتلة الكروموسومات تتجمع في الدور الاستوائي عند القاعدة العريضة فلا مناص من الافتراض أن الصفيحة الاستواثية والقطب المتفرق واحد ونفس الشيء (أو يحتلان نفس الموضع) أو أن الكروموسومات تتجمع عند القطب المتفرق مع عدم وجود صفيحة استواثية وأن حركة الكروموسومات التي تتجمع هي من أحد القطبين الى القطب الآخر • وحاليا يبدو أن اعتبار المغزل ذا طبيعة أحادية القطب هو التفسير الاقرب الى العقل •

وعلى أية حال ، فأنه في الوقت الذي يستطيل فيه المغزل , تمر فيه



شكل ٩ ــ ١٦ : ادوار تمهيدية ميوزية (ا) و (ب) مبكرة و (ج) و (د) متأخرة في ذكر سيسدوميد ، تاكسوميا تاكسي (م) مجموعة من ثمانية كروموسومات متروبكنوزية يمكن تمييزها في المراحل المبتكرة ولا يتيسر ذلك في المراحل المتأخرة ٠

مجموعة أحادية من الكرؤموسومات كا الى القطب المدبب بينمسا تغلل الكروموسومات كا والمجموعة الأحادية الأخرى من الكروموسومات كا عند القطب غير القمال أن ثم يعطى انقسام الخلية خليتين شقيقتين غير متساويتين بنواتين مختلفتى الحجم ولا يشمل الانقسام الثاني للعملية الميوزية الا الخلية الأمية الثانوية الصغري وتنقسم كروموسوماتها انشطاريا وتعطى خليتين أحاديتي المجموعة تتحولان في آخر الأمر الى اسبرمين ولا تنقسم الخليسة الكبيرة (الراسبة) التى تحتوى على باقى الكروموسومات ثانية ولا تتكون اسبرمات ويتكون في المياستور بالتحقيق ١٠٢٤ من الاسبرمات أثنساء حياة الذكر (هوايت ١٩٤٦ ج) وتنشأ عبذه بالطبع من ١٩٢٥ خلية أمية

اسبرمية أولية • ولا يُعرف ما اذا كان مثل هذا التحديد الذقيق يوجد أيضاً في أنواع أخرى من المجموعة •

والنظام العام الذي لخص آنفا ينطبق على المياستور والتاكسوميا وتحتوى الحسرمات فيهما على ٦ ثم ٤ كروموسومات على التوالى ، بينما تحتوى الحلية و الراسبة ، فيهما على ٢٦ ثم ٢٦ ثم غير أنه يتوزع الى القطب الفعال ، في المونارثروبالبوس أثناء عملية تكوين الاسبرمات ، حوالى نصف الكروموسومات، وعلى هذا يبدو أنه من الممكن في بعض الأنواع أن ينتقل كل من طسرازي الكروموسومات عن لهي عن طريق الإسبرم ، وترتبط الطبيعة الهتروبكنوزية لبعض كروموسومات الطراز ع ، في المونارثروبالبوس ، بموضوع شسمول الاسبرم العامل كروموسومات من الطراز ع (وهذا يحسدت أيضا في الروبالومبيا سابيني والاوليجوتروفاس باترسوناي) ، وهذه الكروموسومات الروبالومبيا سابيني والاوليجوتروفاس باترسوناي) ، وهذه الكروموسومات الأشد في عدم التكثف عند قاعدة المغزل لتشملها فيما بعد الخلية الراسبة ومن هذا يظهر أن هتروبكنوزية الكروموسومات في الدور التمهيدي هي التي تعين بطريقة ما سلوكها في الدور الانفصالي ، الا أنه لا يمكن ذكر نفس القول عن الكروموسومات ك الأرموسومات ك الأرموسومات ك الا تذهب الا عن الكروموسومات ك اذ أنها جميعا هتروبكنوزية ومع ذلك لا تذهب الا مجموعة أحادية واحدة الى القطب الفعال ،

ونستعيد هنا ذكر أن الدليل الوراثي في السيارا كشف أن الاسبرمات لا تنقل الا كروموسومات مستمدة من الأم فقط وأن الكروموسومات الأبوية تدفع أثناء عملية تكوين الاسبرمات الى خلية برعمية وتفقد • وتوحى التشابهات والعلاقات التقسيمية الشديدة لذباب الاورام النباتية مع السيارا وأقاربها أن طراز انعزال الكروموسومات الأمية من الكروموسومات الأبوية صحيح ومنطبق في كلتا المجموعتين ولكن نظرا لعدم وجود بيانات ورأثية ولعدم امكان التمييز بين الكروموسومات الأمية والأبوية سيتولوجيا فان تعريف المجموعة الأحادية التي تمر الى القطب الفعال سيظل مجهولا •

وبطريق مماثل لما يجرى في عملية تكوين الابواغ الكبيرة في الورود الكلابية تؤدى عملية تكوين البيض في ذباب الأورام النباتية الى احتفاظ نواة البيضة العاملة لمجموعة أحادية من الكروموسومات S بالاضافة الى جميع الكروموسومات E وتكون الكروموسسومات X وحدات تزاوجية ثنائيسة مع فرض حدوث عبور وانعزال بينها ، وتصطف مع الكروموسومات E على

الصفيحة الأستوائية ولا يمس الى الجسم القطبى غير مجموعة أحادية من الكروموسومات تق تنقسم الكروموسومات تق تنقسم الكروموسومات الكرفي النقسام الأول أو الثانى أو لا تنقسم فى أى منهما وذلك بالرغم من أنها تكون أثناء الدور التمهيدى الميوزي الأولمنقسمة طوليا الى كروماتيدات. ولابد من فرض نوع من الانتظام فيما يتعلق بانضمامهما الى نواة البيضة حتى يتحقق ثبات العدد الكروموسومى من فرد الى آخرداخل النوع والاحتمال أقوى فى أن الانقسام الشطرى للكروموسومات تعدث فى الانقسام الثانى للعملية الميوزية و

ومن ناحية آخرى فان بعضا من الصعوبات يعترض تفسير ثبسات العدد الكروموسومى فى المونارثروبالبوس * فاذا كان العدد الاحسادى للكروموسومات كل هو أربعة ، كما توحى بذلك نويات الخلايا الجسمية واذا كان الاسبرم ينقل عددا (٢٤) من الكروموسومات كل الى جانب الكروموسومات من الطراز كل فلا بد من وجود نوع من النظام المعوض أثناء عملية تكوين البيض ليحفظ العدد الكروموسومى من التغير فى كل جيل فى نسيلة الخلايا التناسلية * وحيث ان هذا العدد هو ٥٠ تقريبا فان نواة البيضة يجب أن تحتوى على ما يقرب من ٢٢ كروموسوما وليس ٤٦ ولم تحدد للآن الكيفية التي يتحقق بها هذا التوزيع * ولكن اذا فرضانا أن توزيع الكروموسومات فى عملية تكوين الاسبرمات يشابه توزيعها فى عملية تكوين البيض فلا يلزم الا عمل فرض اضافى واحد وهو أن نواة الخلية (الراسبة) فى عملية تكوين البيض هى التي تصبح نواة البيضة العاملة لكى نحصل على طرازين متكاملين من الجاميطات •

سيتولوجيا الكوكسيدات (كوكسيدى ـ هوموبترا)

فى باب سابق يبحث فى السلوك الكروموسومى تكرر ذكر الاضافات الجديدة الى علم الخلية المستمدة من دراسات كروموسومات الكوكسيدات وفى نفس الوقت عرضت هذه الكروموسومات ، بسبب سلوكها وتركيبها غير العاديين ، مشاكل تعادلها فى الاحمية وتتطلب الحل ، وان فى استتباب هـذه الحشرات كوحدات ناجحة عاملة ما يجبرنا على ادراك انقسام الكروموسومات والخلايا على رغم تكامله العجيب ، فهو نظام ذو مرونة غير الكروموسومات والخلايا على رغم تكامله العجيب ، فهو نظام ذو مرونة غير

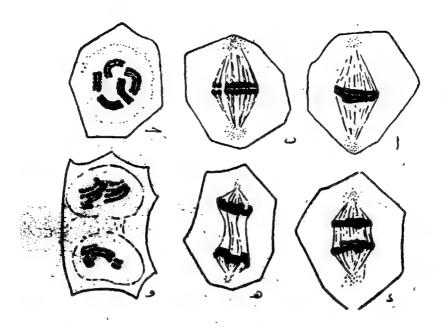
عادية وكما أشار هيوز ـ شريد (١٩٤٨ ب) في استعراض حديث له أن الحصائص غير العادية لسيتولوجيا الكوكسيدات يجب ألا ينظر اليها كحالات شاذة ولكن كتصنيفات في حدود سيتولوجية أوسع كثيرا عما كانت تسمح به معلوماتنا سابقا ، عن الكائنات الأكثر شيوعا ، أن نعتبره ممكنا ولهذا يبدو أن من المرغوب فيه عرض صدورة أكثر توحيدا لسيتولوجيا الكوكسيدات مما يتوافر في المراجع المتفرقة التي أعطيت سابقا .

الانقسام الميتوزي في الخلايا الجسمية

أساسا ، ينبع الانحراف عن السير الطبيعى لانقسام الخلية كما يتمثل في خلايا أطراف الجذور في البصل أو في خلايا البلاستيولا في السبمك الأبيض ، من أن الكروموسومات تملك سنتروميرات غير محددة (منتشرة) وليست معينة الموضع ، نتيجة لذلك تنفصل الكروماتيدتان الواحدة عن الاخرى وتمران الى القطبين في الدور الانفصالي كأجسام متواذية وليست على شكل لا أو شكل قضيب ، وكذلك ، كما سنرى فان السنترومير غير المحدد يعين التوجيه في الدور الاستوائى وتكوين الالياف الكروموسومية المغزلية ،

والانقسام الميتوزى فى الخلايا الجسمية واحد فى كل مجمسسوعة الكوكسيدات والوصف الذى سيعطى ينطبق أيضا على الانقسام المغرد الذى تنقسمه الخلية الامية للاسبرمات فى الانواع التى فيها الذكور أحادية المجموعة (مثلا، ستياتوكوكاس) • يبدأ الدور التمهيدى بطريقة عادية من حيث الجوهز ولكن الكروماتيدات تنفصل بمجرد توطد حلزون ظاهر بكل منها • ويتبع هذا انفصال جانبى لانصاف الكروماتيدات ومع حلول الدور الاستوائى يكون كل كروموسوم مؤلفا من أربعة خيوط متوازية (شكل ٩ – ١٧)، كل منها منفصل بوضوح عن الآخر ولكل منها تركيبه الحلزونى • ولا يوجد التفاف نسبى • مما ينبى • بأن نظام الحلزنة الذى كان موجودا قبل ذلك فى الحيوط من الطراز الالتفافى أو الاستباكى • ويعتقد مانتون (١٩٤٥) أن هذا صحيح أيضا فى بعض المواد النباتية بالرغم من أنه يبدو متعارضا مع مشاعدات آخرى ومثل هذا الانفصال الى كروماتيدات وأنصاف كروماتيدات مخدى سنترومير محدد •

حيث أن السنترومين لا ينقسم حتى الدور الانفصالي المبكر • الا أنه يبعثو أن السنترومين المنتشر لا يؤلف مثل هذه العقبة للانفصال •



شكل ٩ ـ ١٧ : الانقسام الميتوزى فى جنس توتوكوكوس • (1) منظر جانبى للدور الاستوائى • (ب) نفس الشيء فيما عدا الكروموسوم الوجود الى يمين المغزل والذى يرى فى منظر طرفى مكون من أربعة أنصاف كرومأتيدية • (ج) منظر قطبى للدور الاستوائى تظهر فيه الكروماتيدات واضحة الانفصال • (د) و (م) الدور الانفصال • (و) الدور النهائى تظهر به أنصاف الكروماتيدات منفصلة •

وفي الدور الاستوائي تأخذ الكروموسومات موضعا موازيا للصغيخة الاستوائية ويعتد من السطح المواجه للقطب في كل كروموسوم صفيحة من الالياف الكروموسومية تتجمع عند القطب ولا يمكن الاجابة عما اذا كان من الممكن لاي سطح من الكروموسوم يعرض للقطبين أن يكون اليافا وكل ما يمكن أن يقال ، هو أن الكروموسوم لا يحمل سلسلة من المواقع المنيزة مما يناظر تجميعا طوليا لعديد من السنتروميرات المحددة وأنه يبدو أنخواصها المتصلة بالحركة تنتشر على مدى طول السطح و وكذلك فانه يمكن لاية كسرة مستحدثة أو تلقائية أن توجه نفسها في الهور الاستوائي وأن تتحرك في الدور الانفصالي و

وتكون الكروموسومات أثناء انفصالها فى الدور الانفصالى متوازية ، مع تقوس أطراف الكروموسومات نحو القطب فى المراحل الأخيرة وتكون اعادة التنظيم فى الدور النهائى طبيعية ، ولابد من الفرض بنان أنصاف الكروماتيدات التى تم انفصالها تجتمع خيوطها الشقيقة ثانيا فى تلاصق وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور التمهيدى ثانية وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وثيق مع دخولها نواة الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وقبل بدء الدور النهائى وثيق الدور الدور النهائى الدور النهائى الدور ا

الانقسام الميوزي

ويماثل الانقسام الميوزى فى انات مجموعة الكوكسيدات أساسيا نفس الانقسام فى الطراز الاكثر بداءة فى الذكر ، فيما عدا الحالات التى يدخل فيها التوالد البكرى ليعقد الصورة ، بيد أن البحث فى ذلك سيؤجل الىباب قادم يعالج هذه الموضوعات الخاصة ، وسنناقش هنا الطرز الذكرية فقط وسنتبع الى حد كبير التقسيم الذى وضعه هيوز ـ شريدر (١٩٤٨ ب) لهده الطرز ،

ويمثل الجنس بيوتو وهو من العائلة اريكوكسيدى ، ما يحتمل أن يعتبر طرازا بدائيا للانقسام الميوزى فى الذكور وهو يتبع الطراز XX-XO من نظم تعيين الجنس ، والعدد الكروموسومى فى الاناث Yi = 15 وفى الذكور Yi = 15 و ويمكن افتراض حدوث التلاصق حيث نجد فى الدور التشتتى وحدات تزاوجية ثنائية على هيئة قضبان أو تصالبات (شكل Y - A) ولا يعرف ما اذا كانت الكيازمات الموجودة تمثل تبادلات سابقة بين الكروماتيدات أو لا وعلى آية حال فان الكيازمات تكون تامة الانزلاق الطرفى مع حلول الدور الاستوائى وفى نفس هذا الوقت تكون كروماتيدات وأنصياف كروماتيدات كل كروموسوم واضحة الانفصال كل منها كوحدة منفصلة ، وبهذا تكون كل وحدة ثنائية مكونة من ثمانية خطوط و

ولا يوجد تنافر في الدور الاستوائي بين الكروموسومات النظيرة كالذي يظهر في الوحدات الثنائية التي يحمل كل نظير فيها سنتروميرا محددا والواقع كما يوضع الشكل ($V - \Lambda$), أن كل كروموسوم يوجه نفسه على المغزل وليست الوحدة الثنائية ككل , ويكون الانقسام الأول انشطاريا , وذلك على الأقل في أية مناطق عبورية تبعا لما يوجد منها وفي الدور البيني تبتعد كروماتيدتا كل ثنائي للخيوط الواحدة عن الأخرى وتنحل حلزنتها

قليلا ثم تتقاربان لتتزاوجا ثانية • والانقسام الثانى من العملية الميوزية يشبه الاول ، وفيما عدا المناطق اللاعبورية فان الانقسام يكون اختزاليا • ولذا فان الانقسام سواء كان اختزاليا أو انشطاريا فهو عكس الموجود في الكائنسات الشائع دراستها • وكان ريز (١٩٤٢) أول من درس وحلل الانقسسام والانعسزال في البيربرى ويعتقد أوكسالا (١٩٤٣) أن هذا التحليل ينطبق على الاودوناتا وهي مجموعة من الحشرات بعيدة تماما عن الأولى ، والسنتروميرات فيها من الطراز المحدد المعتاد •

وتكون ذكور البيوتو , وتتفق في ذلك مع ذكور أنواع الكوكسيدات الأخرى , اسبرماتيدات عديدة النويات • وينشأ ذلك نتيجة اندماج الكتل السيتوبلازمية لنواتج الانقسام الميوزى الاربعة •

ويشبه الانقسام الميوزى فى الماتسوكوكاس (عائلة مارجاروديدى) نفس الانقسام فى البيوتو فيما عدا ما يتعلق بكروموسومات الجنس • فالعدد الكروموسومى فى الاناث 70 = 3 وفى الذكور 70 = 3 وعلى ذلك توجد ستة كروموسومات 70 = 3 تظهر فى الذكر ككروموسومات أحادية • وهذه تتكثف قبل الأوان وتكون حلقة فى وسط الصفيحة الاستوائية وتأخذ الأوتوسومات ، وهى أكثر بطئا فى تكثفها ، مواضعها حولها • وفى الدور الانفصالي تتحرك كروموسومات 70 = 3 كوحدة الى أحد القطبين ثم تنقسم انشطاريا فى الانقسام الثانى • وعلى ذلك فان نويات الاسبرماتيدات تحتوى اما على 70 = 3 كروموسوما •

والطراز الايسيرينى من الانقسام الميوزى ، الخاص بالكوكسيدات من القبيلة ايسيرينى ، هو فى أساسه تحوير يتلام مع الحالة الأحدادية المجموعة الموجودة فى الذكور ، والمفروض أنه حدث فى موضع ما من خطسير التطور فى هذه المجموعة أن أزيل العائق الفسيولوجى الذى يمنع نمووتكوين البيضة غير المخصبة فتنمو الذكور بكريا ، والعدد الكروموسومى الاحادى هو اثنان ، ولا يتضمن الانقسام الميوزى فى الايسبرينات غير انقسام واحد وهو بالطبع انشطارى لكى يعطى نواتين أحاديتى المجموعة ، أما الانقسام الميوزى السيتوبلازمى ، الذى تسبق آثار باقية منه اندماج نواته الانقسام الميوزى الأربعة ، فمكبوت هنا تماما وتتكون مباشرة اسبرماتيدة ثنائية النواة ،

ومنشأ المغزل الايسيريني نووى تماما , فقد يستمر الغشاء النووى

فى بعض الانواع حتى مرحلة متأخرة من الدور الانفصالي ، ويدفسع المغسزل المتكون الفشاء النووى الى الخارج الى طرفين مديبين •

وقبل الانتقال الى طرز الانقسام الميوزي الأرقى تطورا يجدر بنا أن ننوه عن الطريقة الغريبة التي تتكون بها اسبرمات الايسيرين ، حيث ينشأ في كل اسبرماتيدة ثنائية النواة تجمعان ابتدائيان من السيتوبلازم يستطيلان بعد ذلك ليكونا ذيلين • وتمر النواتان داخلهما ، واحدة في كل لإيل و وفي هذا الوقت تكون نواتا الاسبرماتيدة في شكل شبكي دقيق بسبب انحلال العلزنة أثناه الدور النهائي • وتأخذ الكروموسسومات في التكثف وهي تتحرك إلى دآخل الذيل ، ويسبق الكروموسوم الصغير دائما الطويل غير أنه يكون متحدا به طرفيا ولكن عند استطالة الذيل يبدو أن الكروموسومات تبدأ ثانية في حل حلزنتها ولو جزئيا على الاقل • ويتبع هــذا تكتيف أخير يترك الكروموسومات في نفس الطــول الذي كانت به في الدور التمهيدي الميوزي • وعند هذا الوقت يكون ذيل الاسبرم قد انفصل عن جسم الأسبرماتيدة حيث انه لايزال من المكن مشاهدة النواتين الفارغتين ومن الواضح كما أشار هيوز _ شزيدر ، أن هذا الســــلوك ينبيء بأن الكروموسومات لها قدرة كامنة ذاتية على الحركة مستقلة تماما عن أي نظام للمغزل وكذلك ترتيب الهجرة الى داخل الذيل فانه لابد من أن تحددها خاصية مَا لَلْأَطُرَافُ الْكُرْوَمُوسُومِيةً •

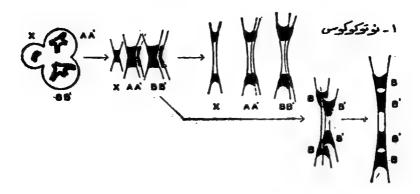
ورابع طراز للانقسام الميوزى في الكوكسيدات هو طراز اللافايين ويوجد في الأجناس ذات القرابة الوثيقة لافيا ولافييلا وبرتورتونيا وجميع أعضاء عائلة المارجاروديدى في النوتوكوكاس وبينما الانقسام الميوزى لا يختلف كثيرا في الاناث عن الطراز العادي فانه يتميز في الذكوربتخصيصات متطرفة وأول دليل على ذلك حوصلة النواة في اللافيا و فتتكثف كل من الوحدتين الثنائيتين والكروموسوم للم المفرد في حويصلة منفصلة ويسبق الكروموسوم للم باقي الكروموسومات في التكشف قبل الأوان والمفروض أن التلاصق يسبق التحوصل واذا حدث التلاصق ما عمى الحال والمفروض أن التلاصق يسبق التحوصل واذا حدث التلاصق ما على الوال واحدة أو في حويصلات مستقلة ولكن لما كان الانقسام الأول انشطاريا فانه واحدة أو في حويصلات مستقلة ولكن لما كان الانقسام الأول انشطاريا فانه لا ينشأ أي شذوذ ميوزى وكما في الطرز الميوزية التي أتينا على وصفها آنفا , فان حركة تباعد الكروماتيدات في الدور النهائي وتزاوجها الثانوي

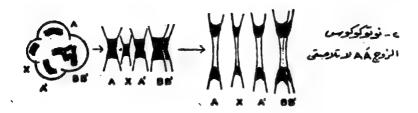
في الدورين البيني والتمهيدي للإنقسام الثاني حركة مميزة ، ويخدم التزاوج الثانوي كمامل للاتزان يعوض عدم التلاصق •

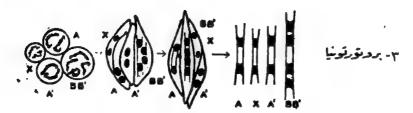
ويعرض المغزل الميوزى أيضا خصائص جديدة , فعند اختفاء جدر الحويصلات قبيل الدور الاستوائى ينشأ من الحافة الخارجية لكل كروماتيدة أى من الجانب المضاد لأوجه التزاوج قوس من الألياف الكروموسومية وعندما ينضم القوسان المنفصلان الخارجان من شقى الوحدة الثنائية فانهما يكونان كتلة من الألياف فى شكل بوق يتسع عند القمة (شكل ٩ - ١٨) و وتتكون الالياف فى كل وحدة ثنائية أولا دون علاقة لها بأى قطب (حيث لا توجد أقطاب) أو لأى منها بالآخر ، ولكنها فيصا بعد تتوجه بطريقة متوازية لتكون شكلا ثنائى القطب قطباه منفرجان و ومن الواضع أن نشأة المغزل مركبة وأصله مسترك وفى الدور الانفصالى تأخذ الألياف الكروموسومية فى القصر مع استمراد الانفصال الانشطارى ويصبح الموضيل بين المنطقى فى القصر مع استمراد الانفصال الانشطارى ويصبح الموضيل بين المنطقى الآخر ويشبه الانقسام الثانى الأول ، فيما عدا أن الكروموسومين بعيدا عن الآخر ويشبه الانقسام الثانى الأول ، فيما عدا أن الكروموسوم X لايكون طريق الاستباك فى الياف واحد من الاوتوسومات و

وتشابه الاحداث الميوزية في نوتوكوكاس شريدراي مثيلاتها في لافيا فيما عدا أنه يوجد عدم توافق زمني واضح في انفصال الكروماتيدات في الدور الانفصالي في فردى الوحدة الثنائية وتنحل الكيازمات تماما قبل الدور الاستوائي وقد يقع الكروموسومان النظيران على بعد من بعضهما قليلا غير أنه في بعض الاحوال قد يحدث لكروموسومين غير متوافقين زمنيا في انقسامهما أن يلتحم عنصرا المغزل الخاصان بهما ويعطيا سريدة طولية من أربعة كروماتيدات (٩ ـ ١٨) و

ويصل استقلال الأجزاء الفردية للكروموسومات الى درجة أعظم من التعبير فى لافييلا فتظهر الكروماتيدات الأربع لكل كروموسوم فى وضوح تام ، حيث تكون مرتبة طوليا في عناصر مغزلية أنبوبية الشكل • وفى بعض الاحيان ، قد تكشف خاصية عدم التوافق الزمنى عن ثمانى وحدات من الكروموسوم المفرد دالة بذلك على أن الكروموسوم المفرد فى الدور الاستوائى الأول جسم ثمانى الأجزاء • وفى معظم الكائنات لا تظهر هذه الصفة ، اذا







شكل ۹ - N: تكوين ألمفازل في جنسين من الكوكسيدات (۱) نواة الخلية الاميسة للاسبرمات للنوتوكوكوس وهي ذات حويصلات والتلاصق بين الاوتوسومات النظيرة عامي والانزلاق الطرفي تام ويكون كل كروموسوم عنصرا مغزليا هغرجا \cdot ويكون افتراق الكروموسومات في الدور الانفصالي عاديا فيما عدا ما يتملق بالتحام عناصر المغزل كما يحدث في زوج الكروموسوم B (۲) مثل المبين أعلام فيما عدا أن الزوج A من الاوتوسومات لا يتلاصق \bullet (۲) التحام واندماج عناصر المغزل في البروتورنيا منتظما (أنظر شكل ۹ - N1) مظهرا كروماتيدات زوج من الكروموسومات \cdot في هذه الحالة كروماتيدات الزوج N2 ، وهي تدفع ليتخلل بعضها ببعض حتى تضمن انفصالا انشطاريا عاديا \bullet

وجدت ، بسبب طبيعة الكروموسومات الوثيقة الحلزنة والسنترومير غيسر المنقسم · الا أن عدم التوافق الزمنى والسنترومير المنتشر يسمح للأجزاء

الموجودة بحرية آكبر \cdot ويجد الاستقلال الذاتي الفريد للكروماتيدات أظهر تعبير له في الكروموسوم X ، حيث يظهر في الدور التمهيدي الميوزي مكونا من كروماتيدات في حويصلات من كروماتيدات في حويصلات منفصلة \cdot ومع ذلك فإن الكروموسوم X يسلك كوحدة وينقسم وينفصل تماما كبقية الكروموسومات الأخرى \cdot

ز____ا

وفي البروتوتونيا بريميتيفا , تصل الظروف غير العادية للانقسام الميوزي في الكوكسيدات الى أعلى الدرجات (شكل ٩ _ ١٩) • ففي الدور النهاثي السابق للانقسام الميوزي تنغصل جميع الكروموسومات الىكروماتيدات فتتسرك عشر كروماتيدات حسرة ناتجة من الكروموسومات الحمسة المكونة للهيئة الثنائية المجموعة وتتكون أربع حويصلات ، تحتوى واحدة منها على الربع كروماتيدات وثلاث تحتوى على اثنتين ٠ ولا يبدو من المحتمل أن التلاصق أو تكوين الكيازما قد وقع ، ومع ذلك فلايزال هناك تجـــاذب متبق بين الكروماتيدات يحفظها من الاختلاط على وجه لا يمكن علاجه • وهذا صحيح بالتأكيد ، للزوج الصغير من الاوتوسومات ويقع كل منهما في حويصلة منفصلة · وتأخذ الحويصلات بعد ذلك شكلا مدبب الطرفين (وهذا يذكرنا بالمغزل الذي يتكون داخل النواة في الايسيرينات)ثم تنضم وتنضغط بعضها الى بعض ويتكون بداخل كل منها عنصر مغزلي يجمع الكروماتيدات فيسريدة طولية • وفي الانقسام الثاني ، يتبين بوضوح استقلال الكروماتيدات المتبوع جالتزاوج الثانوي من الحقيقة في أن الكروماتيدة X قد تجد طريقها فيما بين كروماتيدتين نظيرتين لتعطى سريدة طولية من ثلاث ٠ وفي هذه الحالة يمكن التعرف على الكروموسوم X وعلى وجه التأكيد عن طيريق هتروبكنوزيته السالية.

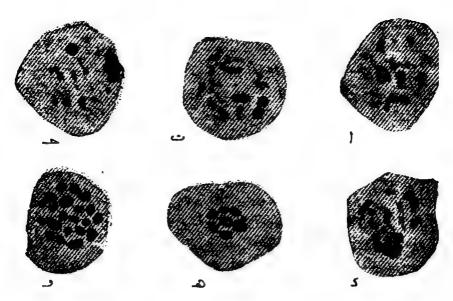
ويعرض توجيه الكروماتيدات الأربع الموجودة داخل الحويصلة الكبيرة في سرد طولي مشكلة من نوع خاص • حيث انه اذا كان الانقسام الميوزي الأول انشطاريا ، كما هي الحال بالتاكيد لكروموسومات الكوكسسسيدات الأخرى ، فيجب أن تكون الكروماتيدتان الوسطيتان من كروموسوم واحد وأن تكون الاثنتان الطرفيتان من النظير الآخر • ويوضع شكل (٩ – ١٨) ما يعتقد هيوز ـ شريدر عن الكيفية التي نشأ بها هذا السلوك لضمان ان يكون الانقسام حقيقة انشطاريا •



شكل P-P: الانقسام الميوزى فى بروتورتونيا بريميتيفا (1-c) الدور التمهيدى الميوزى مبينا حويصلات النواة (a) و (e) تحقيق الاستقطاب الثنائى للنواة وتكوين عنامى المغزل فى الدور البينى لتمطى سريعة طولية من خسة كروموسومات كالمبينة فى (b) · (b) تتكون السريعة من الكروموسوم a غير المنقسم الكروماتيدتين المنصلتين للأوتوسومين · (a) ولى الدور الانفصال الثانى يظهر بهما الكروموسوم a فى قمة المجموعة المليا فى (a) وفى وسطها فى (a) · ولابد من أن تتبادل كروماتيدات الأوتوسومين فى الواقسع داخل السريعة المطولية حتى يصل كل اسبرماتيدة محتواها الكروموسومى المناسب · وتوضع (a) كيفيسة حدون ذلك ·

وفي طراز الانقسام الميوزي الليكانويدي الذي يمثل هنا بفيناكوكاس اسريكولا فانه يحتفظ بكثر من الخصائص المعروفة بالكوكسيدات بينما يقدم ثلاث خصائص جديدة • فأولا ، نجد أن عدم التلاصق تام (حتى كما في بروتورتونيا) في نفس الوقت الذي يوجد فيه نظام معوض يضمن الانعـــزال الصحيح • وثانيا أن المجمــوعتين الأحاديتين من الكروهوسومات تتميز كل منهما بوضوح عن الأخرى ابتداء من مرحلة البلاستيولا وما يليها عن طريق فرق في التكثف • وثالثا يتدهور ويبور نصف الاسبرمات • فكل من الذكور والاناث في الليكانويدات ثناثية المجموعة • والعدد الثنائي ٢ ن في الغيناكوكاس هو ١٢ ، وفي الدور التمهيدي للانقسام الميوزي في الذكور يتكثف بشدة في أحد الجوانب ستة من الكروموسومات ، ولكن في الدور الاستوائم تكون الكروموسومات الاثنا عشر متماثلة المظهر , وفي الحور الانفصالي يكون الانفصال انشطاريا • غير أنه في الانقسام الثاني تتجمع معا ستة كروموسومات ، والمفروض أنها من المجموعة ذات السلوك الهتروبكنوزي السابق بينما تظل الستة الباقية دون تجمع وتتكون ألياف مغزلية من الستة المتجمعة وينشأ مغزل احادى القطب ثم تذهب هذه الكروموسومات الىالقطب الوحيد • وتكون النواة المتكونة شديدة البكنوزية وفي آخر الامر تتلاشي في الاسبرماتيدة الرباعية النويات • وتكون الكروموسومات الباقيسة . وسلوكها أكثر قربا إلى العادي , نواة وحيث أنه توجد مجسوعات في كل اسبرماتيدة ، فانه لا يتكون غير اسبرمين عاملين •

والموقف في جوسيباريا أسبوريا أشد غرابة و فالعدد الثنائي هو ٢٨ ويتكون في الانثى بانتظام ١٤ وحدة ثنائية ولكن في الذكور يتجمع ١٤ من الكروموسومات في كتلة هتروبكنوزية أثناء الدور التمهيدي الميوزي في شكل ٧ وحدات ثنائية وتتكثف الكروموسومات الأربعة عشر الباقية ببطه وتظل مفردة (شكل ٩ - ٢٠) ويعرض المغزل في الدور الاستوائي الاول ١٤ كروموسوما مفردا وسبع وحدات ثنائية ويجري الانفصال انشطاريا في الكروموسومات المفردة واختزاليا في الوحدات الثنائية و وفي الحسلايا الأمية الثانوية للاسبرمات ، تظل ثنائيات الكروماتيدة السبع المستمدة من الوحدات الثنائية متكثفة وتكون مغزلا وحيد القطب ثم تتحرك الى القطب المفرد وهناك تندمج في كتلة بكنوزية تتدعور وتتحلل في الاسبرماتيدة فيما بعد و وستدير كل من مجموعتي الكروموسومات الباقية والتي يتكون كل من مجموعتي الكروموسومات الباقية والتي يتكون كل من مجموعتي الكروموسومات الباقية والتي يتكون كل منها من ١٤ كروموسوما عاديا الى نواة تتحول في آخر الامر الى اسبرم عامل



شکل ۹ - ۲۰ : الانقسام المیوزی فی جوسیباریا اسبریا (أ) دور تمهیدی مبکر لیس به ای دلیل علی وجود متروبکنوزیة (ب) و (م) تکثف سبع وحدات تزاوجیة ثنائیة متروبکنوزیة (د) الدور الاستوائی الاول یظهر به ۷ وحدات ثنائیة و ۱۶ وحدة احادیة ۰

ويظهر بوضوح أن جوسيباريا اسبريا رباعية المجموعات حيث ان العدد الكروموسومى الثنائى فى الاجناس القريبة لها هو ١٠ و ١٢ و ١٠ وكما يرى هيوز ـ شريدر (ومع ذلك انظر هوايت ١٩٥٤) فان هذه الحقيقة وحدها لا تفسر مع ذلك السلوك الغريب للأربعة عشر عنصرا • ومن أجل الوصول الى تفهم الموضوع يستدعى الأمر اجراء دراسات آخرى على الأجناس المتصلة القرابة •

الأجسام القطبية والتكوين

وقبل أن نترك الكوكسيدات وماتحتويه منوافر الخصائص السيتولوجية الهامة , يجدر بنا أن نذكر خاصية أخرى , تتعلق بالاناث هذه المرة , وهى خاصة بالاشتراك الفعال للاجسام القطبية في عملية التكوين • وقداكتشف شريدر (١٩٢٣) هذا لاول مرة في سيدوكوكاس سيتراى ثم تحققت صحته في اجناس أخرى متصلة القرابة •

ولا تلعب الأجسام القطبية عادة أى دور في التكوين ، غير أنه ، كما ذكرنا سابقا في هذا الباب ، وجد أن الموزايكية التي وجدت في بعض سلالات دودة القز تنشأ من أجسام قطبية تغوص ثانية بعد اخصابها في البيضة لتشترك في التكوين الجسماني و وفي سيدوكوكاس سيتراى تتكون نواة قطبية من اندماج الاجسام القطبية وتكون ثلاثية المجموعة وتحتوى على قطبية من اندماج الاجسام النواة القطبية ، عادة ، ثلاث مرات لعطبي نويات مشتقة منها تحتوى كل منها على ١٥ كروموسوما و وتتحد هذه في أزواج أو مع نواة أو اثنتين من نويات التفلج لتعطي نويات ذات ٢٥ و ٣٠ و ٢٥ من الكروموسومات و ثم تنقسم هذه النويات الضخمة انقساما ميتوزيا داخليا لتعطي نويات أضخم تحتوى من ٥٠ الى ٧٠ كروموسوما وعند هذه طريق البيضة) وتتحول الى خلايا فطرية أولية و ثم تنقسم هذه بالتسائي لتكون عضو الميسيتوم في الكائن البالغ وفيما بعد تجرى في الخسسلايا الفطرية انقسامات ميتوزية داخلية مما قد يصل بالعدد الكروموسومي الى

. التغيرات الكرم ويومية النلقائية والمستحثة

نوهنا بفائدة استخدام شتى أنواع التغيرات الكروموسسومية في الدراسات الكشفية للمشاكل السيتولوجية والوراثية السيتولوجية بمايكفي للدلالة على أن قيمتها كأداة للبحث لا تقدر • فهناك دراسات معينة يكاد يكون من المتعذر اجراؤها دون استخدام هذه التغيرات • والواقع أن أهميتها قد وصلت الى الدرجة التي حدت بعدة معامل أن تقوم على الدوام بحفظ العديد من سلالات التغيرات التي يمكن تمييزها سيتولوجيا في الذرة والدروسوفلا ، والتي تظل رهن طلب كل من يرغب في استعمالها في بحث تجريبي • وهي خي جوهرها تهييء وسائل خاوية داخلية يمكن بها التحكم في سلوك الكروموسومات وخصوصا أثناء الانقسام الميوزي • على أننا في هذا الباب صنعني ببحث وسائل انتاجها وليس بطرق استخدامها •

يرجع بده دراسة التغيرات الكروموسومية وتقدير فائدتها في البحث الوراثي الى أواخر العقد الثاني من القرن الحالى عندما استخدم مولرتكنيك الشهور في تجاربه الأولى عن الاشماعات وكان من اتقان وكفاية هذا التكتيك ، الذي يعتمد على استخدام انقلاب لكبت العبور في الكروموسوم X في اناث الدروسوفلا ، أن أدى الى اكتشاف أن أشعة "X" تحدث طفرات جينية في أعداد محسوسة جدا وقدأعقب هذا الاكتشاف دراسات موازية قام بها آلتنبرج (١٩٢٨) ، الذي بين أن الاشعاعات المؤينة قد زادت أيضا من معدل الانتقالات ، وكذلك بحوث ستادلر (١٩٢٨) في الذرة والشعير التي أوضحت أن نفس الموقف صحيح بالنسبة للنباتات ومنذ ذلك الوقت وقد أصبح مجال الراديوبيولوجيا من أعظم ميادين البحوث الوراثيسة السيتولوجية نشاطا ، وقد زاد في تدعيمه في السنين الأخيرة اكتشاف مصادر جديدة للاشعاعات وكذلك بسبب الحذر من امكان حدوث أضسرار اشعاعية لقطاعات كبيرة من العشيرة بسبب التعرض المفاجيء للتفجيرات

الذرية أو التعرض المزمن لجرعات صغيرة مستمرة من الاشعاعات وقدكان من الطبيعي أن تتركز في بادىء الامر دراسات آثار الاشعاع على النسواحي الوراثية والسيتولوجية حيث أن صنه هي أكثرها سهولة في الادراك والتمييز ويمكن الحصدول على بيانات كمية مفيدة وكان امتداد هدف الدراسات أخيرا الى المستويات الكيميائية الحيوية داخل الخلية سببا في اعطاء فكرة أحسن كثيرا عن عمق ودقة أضرار الاشعاعات وفي نفس الوقت عن طبيعة الانتشار الواسع لهذه الاضرار وقد هيأت المعلومات المستمدة أساسا سليما للعلاج بالاشعاعات ، في نفس الوقت الذي مكنتنا فيه من أن نحصل على ادراك أعمق للنشاط والعمل داخل الخلية الحية

التغديرات التلفائيسة

يهيى استحداث التغيرات الكروموسومية بوسائل تجريبية الغرضة في اجراء دراسات أعمق عن طبيعة تلك التغيرات التي تحدث تلقائيا فنحسن نعرف مثلا أن جنسي الاونوثرا والريو يتميزان بنظامين عجيبين من مركبات الانتقال ، وأن بداخل أنواع الدروسوفلا يظهر أنه يوجد عدد قليل نسبيا من الانتقالات في نفس الوقت الذي توجد فيه انقلابات عديدة غير شـــاملة للسنترومير , وأنها قد تكون في بعض الأنواع أكثر انتشارا من البعض الآخر وفوق ذلك فأنه ، داخل النوع الواحد الممين ، قد يكون احتمال اشتمال بعض الكروموسومات للانقلابات أعلى من باقى الكروموسومات في النواة نفسها أما النطاطات ، فانها كمجموعة تكاد تكون خالية تقريبا من الانقلابات في الطبيعة الا أن وجود أزواج غير متكافئة من الكروموسومات النظيرة , التي تنشأ عادة من طرز أخرى من التغيرات ، شائع نوعا ما أما كيف تنشياً أنواع الشذوذ هذه ؟ أو ما هي معدلاتها في الطبيعة ؟ أو ما هي درجة بقائها في النوع تحت مختلف ظروف المنافسة ؟ أو ما هي الظروف التي تساعد على انتاجها ؟ فهذه وأسئله أخرى غيرها من الصعب الاجابة عنها ولكن مع ذلك فانه من المؤكد تماما أن التغيرات الكروموسومية تلعب دورا في تطور الكائنات ومن هذه الناحية فان موضوع انتاج هذه التغيرات يصلبح ذا أهمية أساسية ٠

ولا يتيسر اجراء دراسة للتغيرات التلقائية في التركيب البنسسائي للكروموسومات الا في الكائنات التي يمكن فيها بسهولة فحص عدد كبيسر

من الخلايا . حيث ان المعدلات المنخفضة لهذه التغيرات تفرض هسدا كشرط ضرورى • وآكثر الدراسات الكمية المرضية هىالتي أجريت على الترادسكانتيا (جايلز ١٩٤٠ أ , ١٩٤١ ، ستيفنسن ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) وعلى البصل (نيكولز ١٩٤١) •

والمفروض أن لكل كائن معدله الحاص لنشأة التغيرات الكروموسومية التلقائية وهو معدل تحكمه عوامل داخلية وأخرى خارجية • وقد اهتمجايلز في دراساته ، بصفة خاصة ، بمعدلات التغير في أنواع الترادسكانتيا المختلفة والهجن النوعية بين أنواع معينة • وقد فحص كلا نوعي الترادسكانتيا باليودوزا وكاناليكيولاتا , وهما نوعان ثنائيا المجمسوعة (٢س=١٢) ، والنباتات الهجينة في الجيلين الأول والثاني . وكان معسدل التغيرات في النوعين منخفضا تماما ، كما دل عليه فحص الكروموسومات أثناء الانقسام في الأبواغ الصغيرة (جدول ١٠ ـ ١) , ولكنه قد زاد الى ثلاثة أضعافه في نباتات الجيل الثاني الهجينة • ويشير التباين بين أفراد الجيل الشماني (الواحد والعشرين) الى أن العوامل الوراثية التي تحكم ثبات الكروموسومات في النوعين الأبويين قعد حدث لها انعزال في أفراد الجيل الأول الهجينة ، في حين دل المعدل الاعلى في الهجن في مجموعها على أن الحالة الهجينة نفسها كانت سببا في عدم الاستقرار • هذه الحقائق وحدها تزيل أي شك في أن التغيرات هي نتيجة للاشعاعات الموجودة طبيعياً • والواقع , كما بينا في النباتات كانت أقل بحوالي ١٨٠٠ مرة من الجرعة التي تفسر المعدلات التي وجدت •

وقد مد جايلز دراسته لتشمل نباتات ثلاثية ورباعية المجموعة في نفس الجنس وكانت النباتات الثلاثية المجموعة هجنا نوعية نتجت من تلقيع ترادسكانتيا باليودوزا ثنائية المجموعة مع ترادسكانتيا كأناليكيولاتا رباعية المجموعة وكان معدل انفصدامات الكروموسدومات في النوعين الثنائيي المجموعة 7٠٠٪ التي وجدت في المداسة المجموعة 7٠٠٪ التي وجدت في المداسة السابقة وقد أعطت الأنواع الرباعية المجموعة المعدل المراري بينما كان متوسط المعدل في النباتات الستة الثلاثية المجموعة ١٧٠٠٪ وهكذا فان النباتات الثلاثية المجموعة كان حوالي ستة أضعاف المعدل في النباتات المعموعة وحوالي ٢١ ضعفا للمعدل في النباتات الثنائية المجموعة وحوالي النباتات الثنائية المبعوعة وحوالي النباتات الثنائية المجموعة وحوالي النباتات الثنائية المجموعة وحوالي المعدل في النباتات الثنائية المجموعة وحوالي النباتات الثلاثية المجموعة وحوالي النباتات الثنائية المحموعة وحوالي المحموعة وحوالي النباتات الثنائية المحموعة والمحموعة وحوالي النبائية المحموعة والمحموعة وحوالية المحموعة وحوالي المحموعة وحوالية المحموعة وحوالية المحموعة وحموالية المحموعة وحموالية المحموعة وحموالية المحموعة وحموالية المحموعة وحموالية وحموالية المحموعة وحموالية المحموعة وحموا

واذا اعتبرت على أساس الخلية الواحدة فان نسبة التغيرات في النباتات الثنائية المجموعة الى الرباعية الى الثلاثية المجموعة كانت ١ : ٢ : ١ وأظهر ٥ر٥٪ من الخلايا في النباتات الثلاثية المجموعة تغيرات كروموسومية من نوع أو آخر ٠

جدول ۱۰ ـ ۱ مملل التغيرات الكروموسومية التلقائية في الترادسكانتيا (من جايلز ١٩٤٠) و ١٩٤١)

النبات	عدد الكروموسومات التي فحست	العدد الكلى للانفصامات	النسبة المثوية للانفصامات
ثنائية المجموعة غير هجينية	Y 0 Y £	۲	٤٠ر٠
نباتات الجيل الثاني (٢١)	V • £ £ V	۸۱	۲۱۰۰
ثنائية المجموعة	1.5.4	٦	۲۰۰۳
ثلاثية المجموعة	19884	110	۲۷۰۰
رباعية المجموعة	37.1	٨	۱۱ر٠

وتدل هذه النتائج بجلاء على أهمية الاستقرار الجينى فى التحكم فى سلوك الكروموسومات وحيث ان العدد الكروموسومى فى الخلايا الجسمية فى الأفراد الثلاثية المجموعة هو ١٨ وأن تكوين وحدات تزاوجية ثلاثية أثناه الانقسام الميوزى هو القاعدة (جايلز ١٩٤١)، فان توزيع الكروموسومات الى الأبواغ الصغيرة المختزلة العدد يجرى بحيث يمكن أن تحتوى كل خلية على أى عدد من الكروموسومات من ٦ الى ١٢ والخلايا ذات الأعداد التى تقع بين هذين الحدين تكون غير متزنة وكثير منها غير قادر على الحياة ومما يدعم الاستخلاص بأن علم الاتزان الجينى هو المسئول عن المعدل المالى يدعم الاستوذ فى هذه الخلايا، المشاهدة فى أن معدلات الشذوذ فى الإنقسامات الميتوزية فى أطراف الجذور تكون واحدة فى جوهرها فى جميع النباتات وبالطبع لا يوجد فى هذه الخلايا علم اتزان و وهناك دراسة أخرى مماثلة وبالطبع لا يوجد فى هذه الخلايا علم اتزان و وهناك دراسة أخرى مماثلة

توعا ما , في الصور الثلاثية المجموعة في التوليب ، تدل ثانية على وجود معدل عال من الانفصامات التلقائية (دارلنجتون وآبكوت ١٩٤١) •

وقد أمكن ، في الترادسكانتيا ، بيان دور التغذية في حفظ استقرار الكروموسوم (ستيفنسن ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) ، حيث تزيد نسبة الانفصامات التلقائية زيادة كبيرة عندما تفتقر البيئة التي تزرع فيها النبياتات الى الكالسيوم والمغنسيوم ، وهذه الظروف تزيد أيضا من حساسيية الكروموسومات لأشعة $- X \cdot e V$ نعرف بالتأكيد للآن الدور الذي تلعبه هذه الايونات الثنائية التكافؤ في حفظ سلامة الكروموسومات ولكن مازيا (١٩٥٤ أ) قد بين فوق ذلك أن كروموسومات الغيد اللعابية تنفصس الى كسرات صغيرة عند تعريضها لفعل الفرسين وهو عاميل ماسك يربط الكالسيوم ،

وهناك عامل آخر ، وهو العمر ، يحكم انتاج الانفصامات التلقائية • ومن أبسط الطرق المتبعة في بحث هذا الموضوع ، فحص الانقسام الخلوي في أطراف الجذور النامية للبذور التي من أعمار مختلفة • وقد أجسري نيكولز (١٩٤١) دراسته على البصل التجاري , آليوم سيبا • وكان هناك تباین کبیر ، حتی فی البذور التی من عمر واحد ، والتی لم یراع تخزینها تحت نفس الظروف • فكان المدى للنسب المثوية للشذوذ ، في خمستسبة أصناف ، يتراوح بين ١٦٦ الى ١٣٦٠ وفي الحالات التي أمكن فيهادراسة بنور من نفس الصنف ، ولكن من أعمار مختلفة ، أظهرت البذور الأقسم ، بصفة عامة ، أعلى معدل للشذوذ (جدول ١٠ ــ ٢) . ويمكننا فرضأنه في خلايا البذور الكامنة أن انتاج التغيرات مستمر لا ينقطم (ليفان ولطفي ١٩٤٩) • ولا ربب في أن درجة الحرارة ودرجة الرطوبة أثناء التخزين تؤثران على هذا المعدل الا أن ميكانيكية الأنفصام التلقائي للكروموسومات مازالت مجهولة • ومن المشاهدات الشائعة أن بذور الفول ، فيشيا فابا ، من بعض المصادر يظهر بها معدل مرتفع شاذ لانفصام الكروموسومات في الجذور الابتدائية والجانبية للبذور النابتة حيث نجد غالباً من ٥٧ الى ٧٠ في المائة من الحلايا بها شذوذ ٠ وهذا صحيح بصفة خاصة في البذور المنزرعة في أمريكا ٠ أما البذور الانجليزية فيظهر أنها خالية نسبيا من مثل هذه التغيرات •

جدول ۱۰ _ ۲

معدلات الشادوذ التلقائي في بدور اصناف من الرمن السيا المغزونة الفترات مختلفة من الزمن (من نيكولز ١٩٤١)

النسبة المئوية للشذوذ	مجموع حالات الشـذوذ	کروموسومات ن فحصت	عدد ال الصنف التي
٠٥٠.	77	017.	استراسبورج أصفر (۱۹۳۰)
۲۲۰۰	11	٥١٨٤	استراسبورج أصفر (١٩٣٦)
. 1/1.	0	٤٠٠٠	استراسبورج أصفر (۱۹۳۸)
۳۷۰۰	79	9477	اســـــــبانی حاــــو (۱۹۳٦)
٥١ز٠	٨	37.0	اســـــــبانی حالـــو (۱۹۳۹)

وهناك ما يشير الى أن الجفاف قد يكون عاملا فى زيادة معدل الشذوذ وذلك من المشاهدة بأنه حتى فى أصناف البصل التى بها معدل مرتفع نوعا ما للشذوذ فى الأطراف الجذرية للبنور النابتة لم يوجد بها شذوذ فى الأطراف الجذرية الناتجة من أبصال نفس الصنف •

ويبدو أن للنباتات القدرة على التغلب على آثار الشذوذ وخفض معدلها في الانقسامات المتأخرة ، وكما يتبين من جدول (١٠ – ٣) نجد انخفاضا في المسلل كلما استطال الجدر ، ومع ذلك فأن نيكولز يشسير الى أن المسلل في البصل يبقى أعلى بكثير مما وجده جايلز في الاطراف الجدرية للترادسكانتيا وذلك حتى في النباتات التي وصل عمرها الى ستة شهور ، وقد يعسرى هذا الفرق الى الحصائص الجينية لكل من الجنسين ، أما في الصور الأخرى فأننا نجد أن الخلايا التي تنقسم في شدوذ شائعة الى حد ما ، وهذا صحيح بوجسه خاص في أنسجة معينة خبيثة تنقسم خلاياها في سرعة كبيرة كما في الأنواع خاص في أنسجة معينة خبيثة تنقسم خلاياها في سرعة كبيرة كما في الأنواع وأدوار الانفصال الشاذة والخلايا ذات التعدد المجموعي المرتفع (ليفان وهارشكا ١٩٥٣) ، على أنه يبدو أن بعض أنواع ورم الاستسقاء الزقي تكون خالية نسبيا من مثل هذا الشذوذ ،

جدول ۱۰ ۔ ۳

معدل الشدود التلقائي في آليوم سيبا ، صنف برايزتيكر ، في الراحل المتتالية من تكوين ونمو الجدر (من نيكولز ١٩٤١)

النسبة المثوية للشلوذ	عدد الخلايا التي فحصت	طول الجلر
٤ر١٠	٤٠٠	۲ _ ۰ مم
٦٦٦	۰۸	٧ ـ ٩ مم
۸ره	147	۱۰ – ۱۲ مع
١د٢	19.	۲۰ _ ۲۰ مم
۷ر۱	117	۸۰ ـ ۱۰۰ م

أما في الانقسام الميوزي , (حيث القدوى التي تبذل مفعولها على الكروموسومات أكثسر تنوعا في طبيعتها وربما في قوتها , فان المسرء ليتوقع أن يجد معدلات أعلى نسبيا للانفصامات التلقائية * ولكنه يبدو الى هذا التاريخ ، أن الدراسات الكاملة الى حد معقول تقتصر على التي أجريت على الهجين النجيلي العقيم المتعدد المجموعات , برومس ترينياى X برومس ماريتيمس (٢ن = ٤٩) (والترز ١٩٥٠ ، ١٩٥١) وفي السلالات الطافرة في الذرة (بيدل ۱۹۳۲ ج ، جونز ۱۹۳۷ ، ۱۹۶۰ ، ماكلنتسوك ۱۹۵۱ ، ۱۹۵۳) وفي السيلا (ريز ١٩٥٢) , وفي البابونيا (ماركارت ١٩٥٢) , وفي باريس (هاجا ١٩٥٣) ٠ وقد وجد معدل مرتفع من الجسور الكروماتيدية (١ر١ للخلية الواحدة) في الدور الانفصالي الأول في هجين البرومس • ولا يمكن أن نعزو ذلك الى التزاوج الميوزي ولا الى تكوين الكيازمات حيث ان حدوث هاتين الظاهرتين كان منخفضا تماما • والظاهر أن الانفصامات تحدثفي الكروموسومات المفردة ، في وقت ما أثناء الدور التمهيدي بعد تكاثر الكروموسوم حيث لم توجد غير تغيرات كروماتيدية (وليست كروموسومية) • ومما يدل على أن الحالة المفردة للكروموسومات (عدم التزاوج) هي التي يبدو أنها مسئولة عن ذلك , رغم عدم تأكدنا من الكيفية التي تتم بها , تلك الحقيقة في أن النبات

العديد المجموعات الخلطية المستحدث بالكولشسين من مضاعفة الهجين برومس ترينياى X برومس ماريتيمس (٢ن = ٩٨) كانت فيه الخصوبة عالية والانقسام الميوزى منتظما مع قليل من الكروموسومات المفسردة كما كانت الانفصامات منخفضه كثيرا • ويقتسرح والتسرز احتمال حدوث تفاعل بين طائفتى الكروموسومات ، ترينياى وماريتيمس ، يحرك عمليات تؤدى الى انفصام الكروماتيدات • ولكن لا يوجد لدينا للآن أى دليل تجريبي أو مشاهد يهيى سبيلا الى معرفة طبيعة هذه العمليات • غير أن دراسات أخرى مثل دراسات ميرز (١٩٥٢ أ ، ب) في القمع تشير ثانيا الى عدم استقرار الكروموسومات المفردة أثناء الانقسام الميوزى •

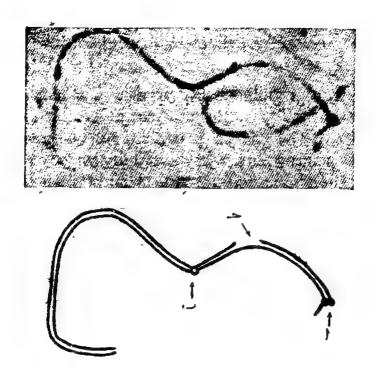
وفي سلالة الذرة التي بعثها بيدل ، نجد أن وقوع التغيرات التلقائية يعكمه الجين المتنحى و لزج » وهذا الجين موجود في الكروموسوم الرابع ، وفي الحالة الأصيلة يكون مسئولا عن احداث شذوذ في جميع الأنسجة مما ينتج عنه تقرم النباتات وظهور شرائط متفيرة المظهر في الأوراق والسيقان والاجزاء الخاصة بالتكاثر والاندوسيرم • وقد شوهدت كروموسومات عديدة متغيرة في الحلايا الميتوزية • وفي الدور الانفصالي الأول تلتصل الكروموسومات أحدها بالآخر وتتماسك ، وهذا هو سبب التسمية و لزج » وتنشأ التغيرات من التهتك الذي يحدث أثناء الحركة الانفصالية • وقل وحظت أيضا زيادة في عدد الطغرات التلقائية في النسل الناتج من نباتات وحظت أيضا زيادة في عدد الطغرات التلقائية في النسل الناتج من نباتات والجينى • ولا يعرف على وجه التحقيق ما هو التغير الذي قد حدث لكي والجينى • غير أنه يبدو أننا لا نذهب بعيدا اذا فرضنا أن حالة من التغير والجينى • غير أنه يبدو أننا لا نذهب بعيدا اذا فرضنا أن حالة من التغير في الحامض النووي هي السبب الأساسي لذلك •

وقد وصف جونز (۱۹۳۷ ، ۱۹۶۰) أيضا تغيرات اندوسبرمية في الندرة تنشأ دون شك من تغير كروموسومي تلقائي و وهذه التغيرات ، كتلك الوجودة في سلالة و لزج » في الندة ، تخضع للسيطرة الجينية ويصل ارتفاع معدل التغيرات الى درجة تسمع باكتشافها سيتولوجيا (كلارك وكوبلاند ۱۹۶۰) و وانه ليبدو أن انتقالات متبادلة تحدث بين كروموسومات غير نظيرة فتحدث في الاندوسبرم بقع توصية نتيجة للانعزال الميتوزي وهذا الى جانب تغيرات أخرى تؤدى الى أطراف كروموسومية مفصومة غير مستقرة وهذه تؤدى ، كما سنصفه فيما يلى ، الى تبادل دورى يمكن ، في

حالة وسم الكروموسومات بطريقة مناسبة ، ادراكه من الطابع المواذيكى الذى يحدث في الاندوسبرم أو في الأجزاء الورقية •

وربما كانت أعظم الحالات التي تستدعي التنويه من حالاتالسيطرةالوراثية على انتاج التغيرات هي حالة نظام و المفكك _ الحافز ، Ds-Ac ، التي اكتشفتها في الذرة ماكلنتسوك (١٩٥٠ أ ، ب ، ١٩٥١ ، ١٩٥٣) . وسنتناول في باب قادم وصف الآثار الوراثية الشديدة لهذا النظام غير أن آثاره السيتولوجية تشمل اقتضابات وتكرارات وانقلابات وانتقالات وكروموسومات حلقيــة • ويتألف هــذا النظــام . الذي اكتشف أثناء دراسة لسلوك الأطراف المنفصمة في الكروموسوم التاسع ، من وحدتين كروموسوميتين مفردتين • وهاتان الوحدتان لا جينيتان بمعنى أنهما لا تؤديان وظيفتيهما ولا تدركان الا عن طريق عملهما على الجينات والمواقع الأخرى • وهناك من الأسباب ما يدعو للاعتقاد بأنهما ذواتا طبيعية هتروكروماتينية • على أنه يمكن تحمديد موضعيهما في الهيشة الكروموسمومية عن طمريق دراسمات الارتباط • وأكثر ما يستدعى الذكر هو الحقيقة في أن لهما القدرة على الانتقال من موضع الى آخر في الكروموسومات ، وأول موضع اكتشفت فيه \mathbb{D} أو الموضع القياسي لها ، موقع أدني (للسنترومير) من WX على الكروموسوم التاسم • ولكن أمكن وجودها في مناطق أخرى من نفس الكروموسوم وكذلك في كروموسومات أخرى * والمفروض أنها يمكنها الدخول الى أو الحروج من أى موضع في الهيئة الكروموسومية , وهذه ظاهرة اطلقت عليها ماكلنتوك اسم « التنقل » • أما Ac فليس لها موضع قياسي ولكن لها القدرة مثل Ds على التنقل إلى أي كروموسوم •

وكنظام مؤلف من وحدتين ، فان DS تبعث على احداث تغيرات في التعبير الجينى في حين تحدد متى تحدث هذه التغيرات (أنظر باب ١٤) ، وفي غيباب AC لا يكون هناك أي أثبر للوحدة DS وان أحداث التنقل هي التي لها أهمية من الوجهة السيتولوجية وحيث انه عند حدوث تنقل يقع انفصام عند موضع DS وأي تغير يحدث يشمل دائما انفصاما عند موضع DS السابق (شكل ١٠ ١) ، ولهذا فان تنقل كم من موضع الى آخر واحداث انفصام عند موضع DS يتطابق حدوث كل منهما مع الآخر و وهما فوق ذلك يتصلان بخلايا جسمية معينة ولا يحدثان الاعند مراحل من التكوين دقيقة التحديد والمعتقد أن هذا صحيح أيضا للموقع AC ولكن تقرير ذلك أكثر صعوبة نوعا ما



شكل ١٠ _ ١ دور ضام في الذرة يبين انفصاما في الكروموسوم التاسع بينما توجد الوحدة DS في موضفها القياسي في أحد النظيرين وغائبة في الآخر في الرسم التخطيسطي تدل (أ) على العقدة الطرفية ، و (ب) على السنترومير ، و (ج) على الانفصام المشاهد •

أما من حيث ميكانيكية النظام الذي يؤدي إلى التنقل فأن ماكلنتوك (١٩٥٠ ب) تقترح أن هذا قد ينشأ من لزوجة الموقع Ds الهتروكروماتيني أثناء الدورة الحلوية وأن جهود الشد أثناء التحركات الكروتموسومية تؤدى الى انفصام عند Ds ومن المبكن أن تنتقل Ds ككتلة من الهتروكروماتين من موقع الى آخر في الهيئة الكروموسومية مع التئام الموقع الذي كانت تشغله دون الكشف عن نقص يمكن ادراكه ، أو في حالة توافر أطراف أخرى منقصمة يمكن أن يلتحم بها في غير الموضع الطبيعي قد تؤدى الى تكوين تغير

ولا يعرف على وجه التأكية حجم كل من الوحدتين Ac و Bs ويبدو أنهما ، فعلا ، تتغيران في الحجم وخصوصا وانه يعرف أن كل وحدة منهما يمكن أن يكون لها تأثيرات مختلفة على التعبير الجيني • ولكن هناك

من الأدلة ما يشير الى أن الموقع Ac ، فى احدى الحالات ، قد يرتبط بكروموميرة شديدة الاصطباغ يمكن ادراكها فى الذراع القصيرة للكروموسوم التاسم (ماكلنتوك ١٩٥٠ ب) •

ومن الصعب تقرير ما اذا كان الانفصام التلقائي في كروموسومات الانواع الأخرى ينشأ من عمل نظام ممائل للموجود في حالة Ds-Ac في المذرة , وبالطبع ، فان الذرة مادة صالحة على نحو خاص لادراك ودراسة مثل هذا النظام • ولكن الآن وقد أوضحت وفسرت ماكلنتوك الحالة في الذرة , فقد يكون من المحتمل أن نجد أنواعا أخرى من التي تعرض عدم استقرار جيني تخضع لسيطرة وحدات مناظرة تقررها •

دورة الانفصام _ الالتعام _ الجسر

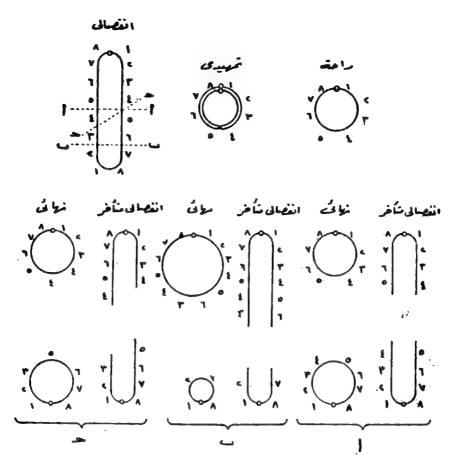
ادت الدراسات الكلاسيكية التي قامت بها ماكلنتوك (١٩٣٨ أ ، ب ، ١٩٤١ أ ، ب ، ١٩٤١ أ ، ب ، ج ، ١٩٤١ ، ١٩٤١) عن صلوك الكروموسومات الحلقية وثنائيــه السنترومير في الذرة ، الى توضيح صورة سلوك ومصيير الكروموسومات غير المستقرة ، وهذه التغيرات ، التي تكون ما يعرف بدورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر ، من نوعين ، ويتوقف ذلك على طراز الشدوذ الكروموسومي والنسيج الذي توجد فيه هذه الكروموسومات ، وتتميز بعد ذلك تبعا لنوع الالتحام الذي يحدث ،

فالأول يتعلق بسلوك الكروموسومات الحلقية في الانسجة الجسمية وهذه الكروموسومات ، التي تنتج عبوما عن طريق أشعة X ولكنها قد تنشأ تلقائيا ، لا تحتفظ بنفسها دون تغيير خلال الأجيال الخلوية المتعاقبة وقد أمكن ماكلنتوك (١٩٣٨ ب) ، باستعمال كروموسوم حلقي موسوم بجينات سائدة في وسط وراثي متنح ، أن تبين أن الحلقة قد تزيد في الحجم بتكرار بعض أجزاء الحلقة الاصلية أو تنقص في الحجم بسبب فقد بعض الأجزاء أو قد تفقد تماما أو قد توجد في أعداد أكبر و ولكي يتم حدوث هذا أو ذاك من الاحتمالين الأولين لابد من انفصام الحلقة وقد يقام الفرض بأن انفصام الحلقة متبوعا بالتئام الأطراف المنفصمة سوف يؤدي الى تكوين كروموسوم قضيبي الا أن حدوث هذا لم يشاهد البتة و وعلى الرغم من معرفتنا بوقوع الانفصام ، سواء منه التلقائي أو المستحدث ، بالكروموسومات الحلقية فانه لا ينتج عن ذلك سوى كروموسومات حلقية و

ويبين الشكل (١٠ – ٢) كيفية سلوك الكروموسومات الحلقية في الأنسجة الجسمية و فاذا كاثر الكروموسوم الحلقي نفسه وكون كروماثيدتين حلقيتين بحيث يمكن أن تنفصل الواحدة منهما عن الأخرى دون عائق اثناء الدور الانفصالي فانه لا ينتظر أي تغير في التركيب وغير أنه في بعض الاحيان يكون الكروموسوم الحلقي حلقة متصلة ضعف الاولى في الحجم وثناثيسة السنترومير وهي حالة يمكن الحصول عليها عن طريق عبسور بين الكروماتيدتين الشقيقتين أو عن طريق تكاثر الكروموسوم وهو في حالة التواه وفي بعض الأحيان الأخرى تتكون حلقتان متداخلتان ولكي تنضم كل من هاتين الحلقتين الى نواة الدور النهائي الخاصة بها لابد من حدوث انفصام باحدى هاتين الحلقتين على الاقل ويبدو أنه يحدث دائما التحام بين الطرفين المنفصمين أثناء الدور النهائي أو خلال دور الراحة ولا ينتج بين الطرفين المنفصمين أثناء الدور النهائي أو خلال دور الراحة ولا ينتج عن هذا تغيير في حجم الحلقة ولكن قد تتأخر الحلقتان المتداخلتان في الانفصال وبهذا تتهيأ طريقة للفقدان أو قد يجدان معا طريقهما الى واحدة أو

وفى حالة تكوين الحلقة المتصلة فان موضع انفصامها أثناء الدور الانفصالى لا يكون ثابتا • ومبين فى شكل (١٠ – ٢) ثلاثة من الاحتمالات الممكنة ، يؤدى كل منها الى نتائج وراثية مختلفة تبعا لفقد أو تكرار المناطق الجينية المتناولة • ومن الجلى ، أنه كلما كان حجم الحلقة عند وقت التكاثر كبيرا، وأد معدل حدوث الحلقة المتصلة (الثنائية السنترومير) أو الحلقات المتداخلة وزادت درجة الموزايكية • أما الحلقات الصغيرة ففرصتها فى الضياع اكبر • ومن هذا ، يمكننا بسهولة فهم أصباب عدم استقرار الكروموسومات الحلقية •

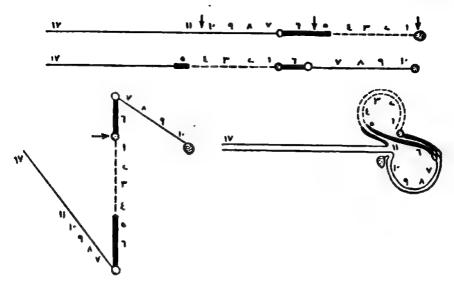
ويمكن اعتبارما سبق ، أنه طرازالسلوك الكروموسومى فى دورةالانفصام الالتحام – الجسر ، حيث أن اعادة التحام الأطراف المفصومة فى نواة الدور النهائى يتناول الكروموسومات العاملة غير المنقسمة وليس الكروماتيدات ويمكن للطراز الكروماتيدى من هذه الدورة أن يحدث فى كل من الأنسجة الميوزية والميتوزية ويمكن فهمه بكل سهوله اذا بحثنا منشأ ومصير هذه الكروموسومات الشاذة وقد استنبطت ماكلنتوك (١٩٤١ ج) ، مستخدمة تغيرا ترتيبيا فى الكروموسوم التاسع فى الذرة (شكل ١٠ – ٣) ، طريقة لتكوين كروموسوم ثنائى السنترومير وفى نفس الوقت يحتوى على كامل هيئته الجينية ، وعند وقوع الانفصام فى الدور الانفصالى فى مواضع معينة



شكل ١٠ .. ٢ : تمثيل تخطيطى يبين الطريقة التى يعكن بها للكروموسومات الحلقية أن تتغير في الشكل وفي التركيب الوراثي ٠ (أعلى اليبين) حلقة غير منقسمة في دور الراحة (أعلى في الوسط) حلقة منشطرة بها عبور بين الخيطين الشقيقين (أعلى الى اليسار) حلقة ثنائية السنترومير مزدوجة الحجم حيث تمثل أ ، ب ، ج ثلاثة مواضع ممكنة للانفصام أثناء الدور الانفصالي المتأخر الانفصالي ، (النصف الأسفل للشكل) نتائج الاحتمالات الثلاثة في الدور الانفصالي المتأخر وفي الدور النهائي ٠ تمل الأرقام على الأجزاء الفردية للحلقة ٠ يتم الالتحام في الأطراف المنفصمة للحلقة قبل وقوع الانشطار في الحلقة ٠ ويمكن اعتبار الدورة الكاملة كمثل لطراز السلوك الكروموسومي المعروف بالانفصام .. الالتحام .. الجسر ٠

تبقى الهيئة الجينية للكروموسوم كاملة ، ولكن يتضمن كل كروموسوم طرفا مفصوما • وتلتحم الكروماتيدتان الشقيقتان في كل منهما خلال الدور التمهيدي للانقسام التالى ويؤدى ذلك ثانية الى تكوين كروموسوم ثنائي السنترومير (شكل ١٠ ـ ٤) • ويستمر هذا الطراز من دورة الانفصام سـ

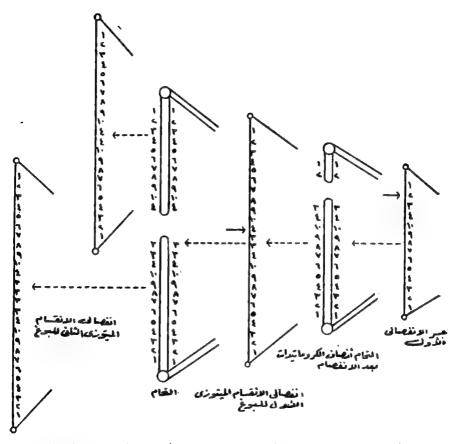
الالتحام _ الجسر في نسيج الطور الجاميطي ما دام التفير في المحتسوى الجيني لم، يصل الم درجة كبيرة تسبب موت الخلايا الأحادية المجموعة •



شكل ١٠ - ٣: تنظيم جديد في الكروموسوم التاسع في الذرة مع التشكيلين الناتجين من هذا التنظيم في الدور الضام وفي الدور الانفصالي الاول • (أعلى) الكروموسوم التاسع العادي وقد بينت مواضع الانفصام باسهم • وتحته مباشرة الكروموسوم التاسع بالتنظيم الجديد • (الي اليمين) التشكيل في الدور الضام حيث يتم التلامق التام بسين النظيرين غير المتماثلين (تنظيميا) • (الي اليمين) الجسر الثنائي السنترومير في الدور الانفصالي الأول والذي يتكون عند حدوث عبور في المنطقة من ١ الى ٤ • وإذا حدث انفصام الجسر عند الموضع المبين بالسهم ، ينتج كروموسوم تاسع ذو طرف مفصوم بكامل هيئته الجينية •

فاذا نجحت أمثال هذه الكروموسومات في المرور خلال بضعة الانقسامات التي تؤدى الى تكوين الخلايا الاسبرمية فانه يمكن ادخالها الى نسيج الطور البوغى عن طريق اخصاب البيضة أو الى نسيج الاندوسبرم عن طريق الاتحاد مع نواة الاندماج • وفي نسيج الطور البوغى تندمل الأطراف المفصومة وتقف الدورة ، أما في الاندوسبرم فتستمر الدورة كما يستدل من الحالة الموزايكية التي يمكن احداثها • غير أنه من المكن أن يلتحم طرف مفصوم في البيضة بطرف مفصوم مستمد من الاسبرم ويدخل الكروموسوم الثنائي السنترومير المتكون في طراز السلوك الكروموسومي لدورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر (ماكلنتوك ١٩٤٢) • ولا يعرف لماذا يسلك نفس الكروموســوم المنفصم

مسلكا مختلفا في النسيجين المختلفين ولكن قد يكون تفسير ذلك في اختلاف الفسيولوجية في كل من السيجين •



شكل ١٠ ـ ٤ : تمثيل تخطيطى لدورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجسر من الطرازالكروماتيدى كما تحدث عند تكوين الجاميطات عقب تكوين كروماتيده ثنائية السنترومير نتيجة لمبور داخل النقلاب • مواضع الانفصام مبيئة بأسهم متصلة بالخطوط • تستمر دورة الانفصام ـ الالتحام ـ الجلسر أثناء تكوين الاندوسبرم ولكنها تقف عندما تشترك جاميطة تحمل الكروموسوم المنفصم في عملية اخصاب لتكون زيجرتا •

ويمكن أحيانا أن يؤدى العبور في الكروموسومات العادية الى نشأة دورة الانفصام ... الالتحام ... الجسر الكروماتيدية • واحدى هذه ألحالات هي التي تتناول الكروموسوم السادس في الذرة والذي يحمل المنظم النويي في ذراعه القصيرة (ماكلنتوك ١٩٤١ ب) • فالكيازمات لا تتكون الا تأدرا في

هذه النراع , ولكن حين تكونها تمنع منطقة النوية انزلاقها خلال المنطقة , والمغروض أن النوية نفسها أو المنظم النوبى الهتروكروماتينى هو السبب فى ذلك • واذا وصلت قوة الانزلاق الى درجة كافية فانه يحدث انفصام عند موضع المنظم ويتم الالتحام بين الكروماتيدتين ويتكون جسر عند الدور الانفصالى • كما أن انتقال منطقة المنظم النوبى الى الذراع الطويلة لكروموسوم أخر , مما يهيى • الى نسبة أكبر من العبور , يؤدى الى معدل مرتفع جدا من جسور الدور الانفصالى •

وهناك طراز آخر من الشذوذ الذي يتضمن التحام الكروماتيدات المنصمة وهو الذي يتلو عبورا غيرنظيرى في الكروموسومات المفسردة (ماكلنتوك ١٩٤١ ب) فالكروموسومات المفردة تنطبق على نفسها لتتزاوج أجزاؤها لا نظيريا وفي هذه الحالة قد يجرى بها أيضا عبور ومن ذلك يمكن الحصول على انقلابات وحلقات وقضبان لاسنتروميرية وكذلك حلقات سنتروميرية ، كما أن هذه العملية قد تكون الأصل في منشأ جزء من طرز الشدوذ التي تحدث تلقائيا ، وبالأخص في الكائنات التي بها هيئات كروموسومية غير متزنة و

وقد وصفت كروموسومات أخرى ثنائية السنترومير تقع في آنواع مختلفة فوصفها سيرز و كامارا (١٩٥٢) في القبح , ودارلنجتون ووايل (١٩٥٣) في الفار و ولحالة التي وصفها سيرز وكامارا أهمية خاصة في أن سلوك الكروموسوم الثسنائي السنترومير أثناء الانقسام الميوزى يدل على أن السنتروميرين مختلفان في الفوة ولما كان الكروموسوم قد نشأ من كروموسوم صنوى الذراعين الملارع القصيرة من الكروموسوم السابع في تريتيكوم آستيفم ، فسان الكروموسوم الثنائي السنترومير يكون ذا تركيب يجعل أجزامه الشسلائة بالنسبة ٣٠ : ١٠ : ١ ، ويكون سلوكه في الانقسام الميوزى ، بصفة عامة مشابها لسلوك وحدة ثنائية حيث يقابل كل من سنتروميرية الآخر في التوجيه، غير أن السنترومير الطريفي يفشل في القيام بعمله على الوجه الأكمل ، ويس الكروموسوم الثنائي السنترومير بأكمله الى واحدة من نواتي الدور النهائي أما الانقسام الثاني فيكون ميتوزيا في طبيعته ويمرسنتروميري كل كروماتيدة مما الى نفس القطب و ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفي الاحينما يتعارض مع زميله الى نفس القطب ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفي الاحينما يتعارض مع زميله الى نفس القطب ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفي الاحينما يتعارض مع زميله الى نفس القطب ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفي الاحينما يتعارض مع زميله الى نفس القطب ولا يظهر ضعف السنترومير الطريفي الاحينما يتعارض مع زميله القوى ، والضعف الكامن به يبدو أنه ذاتي وليس موضعيا ،

ناجما من واقع نشأته من كروموسوم صنوى النراعين عن طريق انقسام خاطىء للسنترومير ، حيث قد ينقصه بالفعل مادة السنترومير الطبيعى ولكن دون فقده تماما لقوته في الحركة •

سلوك الكروموسومات الطرفية السنترومير

خيم الشك مدة من الزمن على الحقيقة في أن جميع الكروموسومات الطبيعية السلوك ذات ذراعين ، أى أنه يجب أن تنتهى الذراع بجرة من الكروماتين وليس بسنترومير • ومن الاستثناءات الواضحة لذلك طراز الكروموسوم الذي وصفه كلفلند (١٩٤٩) في البروتوزوا • وربما أن تحقق الاستقرار في هذه الحالة يرجع الى الحقيقة في أن السنترومير متصل بصفة مستمرة تقريبا بالسئتريول • وفي الكائنات الأخرى لا تكروموسومات الطرفية السنترومير مستقرة • وربما ترجع ندرتها النسبية في الطبيعة الى الواقع في أنها تستبعد بسرعة من العشيرة التي قد تنشأ فيها عن طريق المصادفة •

وقد وصف رودز (۱۹۶۰) بالتفصيل سلوك مثل هذا الكروموسوم الطرقي السنترومير الذي نشأ في سلالة من اللرة ثلاثية الكروموسوم الحامس٠ وينقص هذا الكروموسوم اللراع الطويلة وينتهى بسنترومير (ولا يعرف ما اذا كان السنترومير كله موجودا أو جزء منه فقط) • ولما كان جين bm ١ بنى العرق الوسطى) يقم قريبا مسن السنترومير في الفراع القصيرة . فانه يمكن تتبع فقده في النسيج الجسمى • وفي حالة امتداد شرائط منهذا النسيج الشاذ الى الشوشة فانه يمكن دراسة الكروموسوم المتغير فىالدور الضام • وقد وضع أن التغيرات في هذا الكروموسوم قد ظهرت بوفرة نوعا ما ، فوجد منها الكسر الصغيرة الطرفية السنترومير والكروموسي ومات الصغيرة الطريفية السنترومير والكروموسومات الصنوية الذراعين وربما تكون الكروموسومات المسنوية النراعين قد نشأت عن اتقسيام خاطىء للسنترومير ولكنا لا نعرف شيئا عن نشأة الطرز الاخرى وكذلك لا نعرف عن ثقة لماذا يكون السنترومير الطرفي عديم الاستقرار الا اذا فرضنا أن المادة التي يتكون منها السنترومر عديمة الاستقرار أساسا ، وتبعا لذلك فانه لابد من أن يغرس داخل مادة كروماتينية توجه مستوى انقسامه وتضفى عليه حالة من الاستقرار •

التغيرات الكروموسومية المستحدثة

شهد ربع القرن الماضى قدرا ضخما من البحوث الخاصة بالتأثيرات السيتولوجية لشتى الاشعاعات وما سجلته المراجع عن هذا الموضوع تفيض به المجلدات ولا يخلو غالبا من التعقيد ولكنا قد عرفنا الكثير عن مسلوك وتركيب الكروموسومات خلال استجابتها للاشعاعات المختلفة ومع ان الكثير من أنواع الشذوذ قد أنتجت خصيصا لدراسة مشاكل أخرى تأثير الموضع وتأثير الجرعات المختلفة ووضع الخرائط السيتولوجية الاثن جزءا كبيرا من المعلومات التي جمعت قد هيأت لنا فهما أوسع للكيفية التي تؤثر بها الاشحاءت على الخلية الحية وقد برهنت معدلات وطرز الشحاء وهذات قياس فعالة في التقييم السيتولوجي لأضرار الاشعاع وهذه البيانات ، الى جانب تلك المأخوذة من دراسات وداشية وفسيولوجية مناظرة , قد هيأت بعض الآراء عن الكيفية التي قد تقتل بها الخلية أو تنغير بصفة مؤقتة أو مستديمة بوساطة الاشعاءت و

ولا تخفى الأهمية العملية لهذه الدراسات من وجهة نظر العلاج الطبي والوقاية من الاسعاعات ومع هذا فهناك موضوعات أساسية أخرى عن التركيب البنائي للخلية ووظائفها ، لا تقل اثارة للاهتمام عما ذكر ، يمكن توضيحها عن طريق استخدام تكنيك الاشعاعات وكان لمولر (١٩٢٨) وآلتنبرج (١٩٢٨) وستادلر (١٩٢٨) فضل بده العمل الذي أدى الم تناول وبحث تأثيرات الاشعاعات على نحو كمى و وتجد في مؤلفات لى(١٩٥٥) ونيكسون (١٩٥٢) وباك والكسندر (١٩٥٥) وهولاندر (١٩٥٤ ، ١٩٥٥) وكذلك في استعراض لكاتشسايد (١٩٤٨) أحدث النتسائج وأكثرها استفاضة و

وحديثا قد وجد أنه يمكن أيضا باستخدام وسائل كيميائية استحداث تأثيرات وراثية سيتولوجية مماثلة للتى تستحدث بالاشعاعات وقد أعقب دراستى أورباخ وأولكرز الرائدتين على غاز الخردل واليوريثين على الترتيب ، دراسات لآخرين كثيرين ، وقد تبين أن مجموعة واسعة متنوعة من المركبات الكيميائية التى لا يبدو بينها علاقة أثبتت أنها عوامل مطفرة فعالة ولم تكن تأثيراتها متماثلة دائما ، ويظهر أن عددا من الكيماويات آكثر نوعية في مفعولها على قصم الكروموسومات من الاشعاعات المؤينة التى تستخدم

عامة فى ذلك • والأمل معقود على أنه سوف تكشف عوامل كيميائية ذات مغمول نوعى معروف وتكون مطفرة على نحو موجه معين قد يصل فى ارتفاع درجة نوعيته الى الدرجة التى تعرضها الانتيجينات ، ولكن ليس هناك أى دليل ينبىء على نحو مؤكد بتحقيق هذا الأمل •

الإشماعات الفعالة

يمكن ، للتبسيط ، تقسيم الاشعاعات التى لها القدرة على استحداث أنواع الشذوذ الكروموسومى الى مؤينة وغير مؤينة و فاشعة ألفا ، وبيتا ، وجاما من المصادر المشعة ، وأشعة - X والبروتونات ، والنيوترونات ، جميعها من الطراز المؤين بينما أشعة مافوق البنفسجى ذات الأطوال الفعالة للموجة ، أى ما بين ١٨٥٠ ـ ٢٠٠٠ انجستروم غير مؤينة و

وتحقق الاشعاعات المؤينة تأثراتها بفضل الحقيقة في أنها اما أن تكون هي نفسها حبيبية واما أنها تطلق من الذرات التي تصيبها ، أو التي تمتص داخلها , حبيبات مؤينة • ولا تتوزع الذرات المؤينة , أو الأيونات , توزيعا عشوائيا في المادة المشمعة ولكنها تميل إلى أن تقع في مسارات يتوقف طول كل منها على السرعة الابتدائية للحبيبة المؤينة (أي على طاقتها الابتدائية) وكذلك على كتلتها • وهكذا فان البروتون والالكترون المتساويين في الطاقة يحدثان نفس معدل التأين على مدى طول المسار ، ولكن البروتون يسمسير مسافات أطول كثيرا بسبب كتلته الكبرى ، وتعتمل أيضا المسافات البينية التي تفصل أزواج الأيونات على مدى طول المسار , على الطاقة والكتلة مقدار الشحنة للحبيبة المؤينة • ولما كان مرور الحبيبة خلال المادة يتسبب في ابطاء سرعتها تدريجا فان عدد التصادمات يزداد ، وتميل أزواج الأيونات الى أن تكون متقاربة بعضها من بعض فتحدث عند نهاية المسار و ذيلا ، من التأين الكثيف • ونتيجة لذلك فأن التأين الناتج من حبيبات ألفا أو البروتونات تكون أشد كثافة من التأين الناتج من الأيونات التي تتسبب في انطلاقها أشعة - X أو أشعة جاما • وهناك ، كما سنبين فيما بعد ، كل ما يدعو الى الاعتقاد بأن الاشتعاعات المؤينة تحدث آثارها نتيجة لمسارات التأين وأنه كلما كان المسار أشد كثافة كان الاشعاع أشد أثرا , على الأقل في حدود مادية معينة • والأشعة ما فوق البنفسجى ليست مؤينة ولها القدرة فقط على رفع الغرات والجزئيات الى درجات أعلى من الحالة الطاقية ، عن طريق الافارة ومن المكن في مثل هذه الظروف تفكيك بعض الروابط الجزيئية المعينة وعلى أساس طاقى ، فإن الأشعة فوق البنفسجية أقل كثيرا من الأشعاعات المؤينة في كفاءتها في احداث التغيرات التركيبية في الكروموسومات ولكن هذا النقص يعوضه الحقيقة في أن أشعة فوق ما البنفسجي تمتصها انتقائيا البروتية النووية في الكروموسومات ، وأنه من المكن الحصول على أطوال موجية وحيدة اللون على درجة عالية من النقاوة نسبيا لاجراء دراسات مقارنة بالعناصر المتصة في الكروموسومات ولفصل الأطوال الموجية فيما بين بالعناصر المتصة في الكروموسومات ولفصل الأطوال الموجية فيما بين نسبيا من الطاقة من أقواس زئبقية عالية الضغط ذات مقطع شعيرى ، ولكن نسبيا من الطاقة من أقواس زئبقية عالية الضغط ذات مقطع شعيرى ، ولكن يمكن توفير مصدر سهل المذال للطاقة ذات ٢٥٣٧ أنجستروم من مصابيع يمكن توفير مصدر سهل المذال للطاقة ذات ستعمل عادة لأغراض التعقيم و

وتقاس عموما جرعات أشعة -X وأشعة جاما وأشعة بيتا وأشعة الفا بوحدات رونتجن (r) وهي جرعة الاشعاع التي تحدث شحنة تعادل وحدة استاتيكهربية (e.s.u) في r0. r1 عن الهواء (r1 هن وحدة الحرارة والضغط القياسيين) وعن التأين ، فان وحدة رونتجن تحدث تأينين في كل ميكرون مكعب من النسيج • وتقاس أشعة بيتا وهي تدفقات من الألكترودات ، بالمعادل الفيزيائي للرونتجن (ريب ، بحوا) على أساس أن الريب الواحد هو تلك الوحدة لامتصاص الطاقة التي تعادل r1 أرج/جرام من النسيج • وعلى هذا يكون الريب الواحد مساويا لوحدة رونتجنية واحدة من أشعة -r2 •

أما قياس الجرعات النيوترونية ، فهو آكثر صعوبة نوعا، وقداستعملت في قياسها عدة وحدات للطاقة ، ففي أمريكا , شاع استعمال وحدة \mathbf{x} وهي تعادل ٥ر٢ وحدة رونتجنية من أشعة \mathbf{x} أو أشعة جاما ، كما وضع لى ، ه ، جراى الوحدة \mathbf{v} تعادل الطاقة المتصة لوحدة رونتجنية واحدة من أشعة \mathbf{x} , ويمكن بسهولة أجراء مقارنات عن الفاعلية البيولوجية , بصرف النظر عن طراز الأشعة , بتحويل جميع جرعات الاشعاعات المؤينة الى وحدات ريب ،

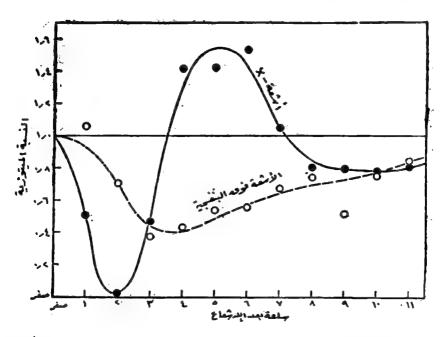
و نحيل الطالب الذي يرغب في عرض كامل لفيزياء الاشعاعات الفعالة بيولوجيا الى كتاب لى (١٩٥٥) •

التاثرات المنامة للاشعاعات عل الخيلايا

بالاضافة الى معدل حدوث التغيرات الكروموسومية قانه يمكن تقدير ضرر الاشماع للخلية بوسائل أخرى مختلفة ، مئلا ، هبوط فى النسساط الميتوزى ، وهبوط فى عملية تخليق الحامض النووى الديزوكسى ريبوزى وتغيرات مورفولوجية مختلفة ، الى جانب لزوجة الكروموسومات فى الدورين الاستوائى والانفصالى •

وقد درس هبوط النشاط الميتوزى ، نتيجة للاشعاعات فى كائنسات شتى ، والتقدير الدقيق لمقدار التأثير يكون معقدا تهاما فى حالة دراسة أنسجة مثل القرنية فى الفقاريات ، أو الاطراف الجذرية فى النباتات ، بسبب احتمال وجود تأخير فى ظهور التأثير , وبسبب أن ابلال الخسلايا ورجوعها الى حالتها الطبيعية قد يستفرق فترات مختلفة من الوقت تبعالل للجرعة المستعملة وحساسية الخلايا موضع المدراسة ، غير أن كارلسون (١٩٥٠ ، ١٩٥٤ وكارلسون وهولاندر ١٩٤٤) قد تجنبا هذه الصعوبات باستعمال خلايا النيوروبلاست فى أجنة النطاط ، التى يمكن فحسسها وتبعها بالمجهر الضوئى ، وقد أيدا ، بصفة عامة , الدراسات التى أجريت على الأنسجة فى نفس الوقت الذى كشفا فيه عن فروق واضحة فى حساسية المراحل المختلفة فى دور الحلية ،

 وانحلال الغشاء النووى والحلايا التي تكون قد تركت هذه المرحلة لا تتأخر كثيرا الا في الحلات التي تحدث قيها لزوجة في الكروموسومات تعرقل النفصال الكروماتيدات وأما الحلايا التي لم تكن قد وصلت بعد الى المرحلة الحرجة فتعرض ارتداد في السلوك الميتوزى حيث انها تتراجع الى مرحلة سابقة في الدور التمهيدي وفي الحالة التي تكون فيها الجرعة المطاة منخفضة ، فأن الحلايا المتأهبة للدخول في عملية الانقسام الميتوزى لا تحرم من ذلك وتستأنف هي والحلايا الأخرى التي توقفت ، الانقسام معا كمجموعة مما يفسر الارتفاع المعوض في العد الميتوزى و



شكل ۱۰ سه : مقارنة تأثيرات أشعة ما فوق البنفسجى (۲۰۳۷ أنجستروما) وأشعة X- على الانقسام الخلوى في خلايا النيوروبلاست في جنين النطاط تعتبر النسبة ۱۰ مى النسبة الميتوزية الطبيعية ۱۰ X الميتوزية الطبيعية ۱۰ X الميتوزية الطبيعية ۱۰ الميتوزية الميتوزية الطبيعية ۱۰ الميتوزية الطبيعية الميتوزية الميتوزية الطبيعية الميتوزية الميتوزية

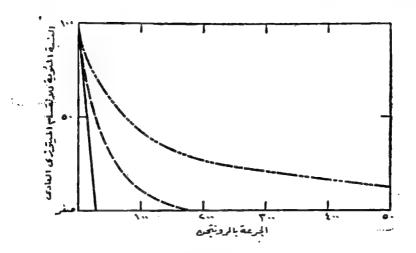
ونتيجة لذلك فاننا ، أثناء فترة التعويض عندما يكون المدل الميتوزى أعلى من الطبيعى ، نجد أنفسنا أمام خليط من الخلايا التي شعمت وهي في مراحل متباينة من العورة الخلوية • ولو لم تكن ظروف الارتداد وتفسيرها

معروفين لحصلنا من هذه البيانات على انطباع خاطى، عن حساسية الخلية وتحفيز الانقسام الميتوزى و وتدعم دراسة مماثلة للأبواغ الصغيرة المشععة في الترادسكانتيا رأى كارلسون الخاص بوجود مرحلة حرجة في الدور التمهيدي (بيتي وبيتي ١٩٥٤) ، في حين أن دراسات سابقة لذلك تدل على أن الفترة الحساسة تختلف من كائن الى آخر (جيز ١٩٤٧) ، على أن منه الفترة تقع في الترادسكانتيا في وسلط الدور التمهيدي وليس في آخره ،

ويدل الشكل (۱۰ _ 0) على أن أشعة ما فوق البنفسجي ليس لها نفس التأثير فليس هناك ارتفاع معوض • كما وجد أن أشد المراحل حساسية هو الدور التمهيدي المبتأخر (كارلسون وهولاندر ١٩٤٤) • أما عن المراحل ابتداء من الدور التمهيدي المتأخر وما يليه ، فلم يكن للجرعات التي وصلت في ارتفاعها الى ٣٦٠٠٠ أرج/سم٢ ، الا تأثير طفيف في تعطيل الانقسام ، تمتص بشدة الأحماض النووية الموجودة في الحلية أشعة ما فوق البنفسجي التي بهذا الطول للموجة • ولكن لا يوجد دليل حاسم يبين ما اذا كان DNA النواة أو RNA السيتوبلازم هو المسئول عن التثبيط • ومع ذلك قانه يستدل على وجود امتصاص في البروتين من المقيقة بأن التثبيط الناشيء من أشعة ما فوق البنفسجي بالطول الموجى ٢٠٥٠ أنجستروما ، كما قدم الاقتراح بأن السبب هو منع تكوين المفرل (كارلسون وهولاندر قدم الاقتراح بأن السبب هو منع تكوين المفرل (كارلسون وهولاندر يكون غير مباشر حي مثأن الاكسجين عامل ضروري في تحقيق التعبير الكامل يكون غير مباشر حي مثأن الاكسجين عامل ضروري في تحقيق التعبير الكامل يكون غير مباشر حي مثأن الاكسجين عامل ضروري في تحقيق التعبير الكامل للتأثير (جولدين ونيكس وموشمان ١٩٥٣) •

وعلى الرغم من أن البيانات التى أمكن الحصول عليها من خسسلايا النيبوروبلاست والأبواغ الصغيرة في الترادسكانتيا تتفق وصفيا جيدا مع البيانات التى نتجت من مصادر واسعة الاختلاف من الانسجة والانواع ، فانه من الواضع تماماً أن حساسية الخلايا في الأنواع المتباينة تختلف الى درجة كبيرة • وتتمتع الكاثنات الدقيقة بصفة خاصة بمقاومة عاليسة للاشعاعات حتى أثناء الانقسام الخلوى • على أنه من الناحية الأخرى نجد الأنسجة الجنينية والمرستيمية شديدة الحساسية للاشعاعات من حيث تثبيط حدوث الانقسام الميتوزى • ويبين الشكل (١٠ – ٦) الفروق بين الأنسجة من حيث المحدوث الانقسام الميتوزى • ويبين الشكل (١٠ – ٦) الفروق بين الأنسجة من حيث تجارب مختلفة ، قد

تتباین فیها الظروف المررعیة ومراحل الانقسام عند وقت المتعریض ، فانه لا یمکن استخلاص نتائج صحیحة عن درجة الحساسیة المضبوطة ، علی أنه یمکن ، بوجه عام ، ذکر آنه کلما کان النسیج آکثر نشاطا میتوزیا وأیضیا ذاد احتمال حساسیته للاشعاعات ، وفی نفس الکائن یکون تثبیط الانقسام المیوزی أشد من تثبیط الانقسام المیتوزی ، وترتیب حساسیة الحلایا المنقسمة ترتیبیا نزولیا فی الترادسکانتیا هو کما یلی : الحلایا الأمیة للأبواغ الصغیرة ثم الأبواغ الصغیرة ثم الأبواغ الصفیرة ثم الأبواغ الماهیة المنابیب اللقاحیة ،

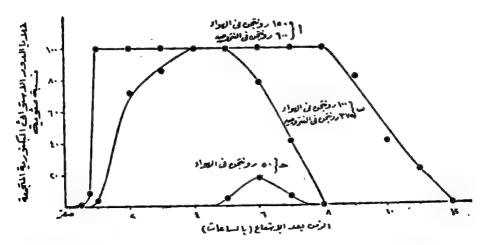


شكل ١٠ ـ ٦ : الملاقة بن جرعة الاشماع وبن الحد الاقصى لتثبيط النشاط الميتوزى • يمثل الخط المتصل عدم الملاقة في خلايا النيوروبلاست في النطاط والخط المتلطع في خلايا المباية النامية في الجرذ والخط ذو الشرط والنقط في خلايا الفيبروبلاست في نقف المجاج •

وتشير دراسات الأشعة فوق البنفسجية (كارلسون و هولاندر ١٩٤٨) الى أن امتصاص بروتينات الخلية لها (وعلى الأخص بجزء البروتين المعلم للدخول في تركيب المغزل) هو أحد الأسباب البادئة للتثبيط الميتوزى وليس هناك شك في أن الاشعاعات تعطل أيضا وظائف أخرى أيضية في الخلية ويستدل على هذا من المشاهدة بأن الجرعات المنخفضة نسبيا من أشعة -X (١٤٠ رونتجن) تكبت تخليق DNA في الأطراف الجذرية للفيشيا وتتسبب في تأخير الانقسام الميتوزى (هوارد و بلك ١٩٥٣) و ولما كانت الخلايا الداخلة فقط في الانقسام الميتوزى هي التي تخلق DNA جديدا فان أي تدخل في النظام الذي تتضمنه العملية يؤدي الى التأخير و

ويظهر أن فترة التخليق تقع في الدور البيني المتأخر، وقد دل تحليل للموضوع باستخدام الفوسفور المسع 20 الذي يدخل DNA، على أن التأخير يحدث في الفترة التي تسبق عملية التخليق مباشرة • وعلى منا فان الذي يؤدى الى التأخيرانما هو فشل الحلايا في الدخول في مرحلة التخليق وليس عن طريق قطع عمليات التخليق الجارية أو الاخلال بها • ولا تتعارض هذه الدراسات مع التي أجريت على خلايا النيوروبلاست والأبواغ الصغيرة ولكنها تدل فقط على أن التداخل مع أية عملية أيضية ضرورية للانقسام الخلوي يؤدي الى كبت الانقسام • وتختلف الفترة الحساسة تبعا لعامل الكبت وطراز الخلية موضع الدراسة •

وهناك تأثير عام آخر للاشعاعات على الخلايا التي في حالة انقسام وهو تجمع الكروموسومات في الدور الاستوائي بسبب لزوجتها والانفصال غير المنتظم للكروماتيدات في الدور الانفصالي • فتظهر الكروموسومات في حالة بكنوزية أو « لزجة » بما يشبه في الواقع مظهر الكروموسومات في السلالة « لزج » في الفرة • وقد أطلق على هذا التأثير الاصطلاح التأثيير « الفسيولوجي » أو « الابتدائي » للاشعاع (ماركارت ١٩٣٨) • ففي الدور الاستوائي تفقد الكروموسومات حدودها الواضحة وتقع بها جلتنة بمجرد انقضاء وقت قصير على انتهاء الاشعاع وتستمر اللزوجة فترة من الزمن



شكل ١٠ ـ ٧ : علاقة لزوجة الكروموسومات (خلايا الدور الاستوائى البنكرزيةالمتجمعة) فى الأبواغ الصغيرة فى الترادسكانتيا مع الجرعة ومع الزمن بعد الاشماع مع اعطاء التعريض فى الهواء وفى النتروجين ٠

يتوقف طولها على الجرعة (شكل ۱۰ – ۷) ويبدو أن مراحل الدور التمهيدي المتأخرة هي آكثر المراحل حساسية وأن التأثير يستمر ولكن الظاهر أنه لا يمنع الحركة الانفصالية وغير أن الجسور الكروماتينية تتكون كلماتفشل الكروموسومات في الانفصال ويمكن أن تقع انفصامات في الكروموسومات ني الانفصالية وقد اقترح دارلنجتون (١٩٥٣) أن اللزوجة تنشأ من DNA الموجود على سطح الكروموسوم الذي تنحل بلمرته ومكذا يصبح نتيجة للاشعاع آكثر سيولة وهو اقتراح يزكيه للقبول مايعرف عن تأثيرات الاشعاعات على DNA في المعمل (تيلور وجرينشتاين وهولاندر عن تأثيرات الاشعاعات على DNA في المعمل (تيلور وجرينشتاين وهولاندر جرعة معينة من أشعة - كل على تركيز الاكسجين على نفس النحو الموجود في حمينة من أشعة - كل على تركيز الاكسجين على نفس النحو الموجود في تعطيل الانقسام الميتوزي وانفصام الكروموسومات و

التغيرات التركيبية

فى معظم الحالات تعين المسكلة الحاصة التى هى موضع البحث أنسب كائن يصلح للدراسة المطلوبة • وبالرغم من أن الكثير من الكائنات قد درست فان كائنات معينة بالذات أصبحت مثالية ومتفقا عليها • ومن زمن ، تستعمل كروموسومات الفدد اللمابية فى الدروسوفلا فى البحوث الوراثيسسة السيتولوجية ، ويسمح حجمها الكبير باجراء دراسات أكثر اتقانا للتغيرات الدقيقة وكذلك الكبيرة • وفوق ذلك فانه يمكن تُقييم هذه الدراسسات وربطها مع محيط خلفى من المعلومات الوراثية الواسعة وهذا أكثر من أن يعوض صعوبة وتعب تكنيك الكروموسومات اللعابية • ومع ذلك فانه لا يمكن دراسة غير التغيرات التى يمكن لحامليها الحياة حيث انه بعد تشعيع يمكن دراسة غير التغيرات التى يمكن لحامليها الحياة حيث انه بعد تشعيع فشل البيضات فى الفقس أو الإرقات فى اتمام تكوينها • ولا يمكن أيضا فشل البيضات فى الفقس أو البرقات فى اتمام تكوينها • ولا يمكن أيضا اكتشاف كثير من التغيرات التى تشمل مقاطع كبيرة من الهتروكروماتين سيتولوجيا بالرغم من أنه يمكن ادراكها عن طريق اختبارات وراثية مناسبة •

وبسبب صلاحية الدور الضام في الذرة للفحص وتوافر كثير من العوامل الوراثية الواسمة فانه ينافس الدروسوفلا بنجاح ، ففي نفس الوقمة الذي يوجد به عيب فقد الكثر من التغرات في مراحل الطمور الجلميطمي

للخلايا الذكرية , فانه يمكن للاندوسبرم بسبب كونه ثلاثى المجمسوعة تحمل فقد وراثى كبير دون ضرر , هذا الى توافر ثروة كبيرة من الجينات الواسمة المناسبة للدراسة •

أما عن التغيرات الميوزية فانها أحسن ما تدرس في الكائنات ذات الكروموسومات الكبيرة والقليلة العدد , والتي يعد التريليوم والترادسكانتيا وأنواع الليليوم المختلفة وأفراد رتبة مستقيمة الأجنحة (ارثوبترا) أنسبها للدراسة ، وفي الحالات التي يكون فيها لقوة نفاذ الاشعاعات أهمية كما هي الحال مع أشعة ما فوق البنفسجي وجسيمات ألفا وأشعة - X الحفيفة جدا فان كروموسومات الأنبوبة اللفاحية في الترادسكانتيا المنماة في بيئة من الآجار واللاكتوز , وكذلك خلايا النيوروبلاست لجنين النطاط تهيىء الحسل الناجز ،

ومن أجل اجراء دراسة كمية للتغيرات التركيبية المستحدثة بالاشعاعات فان كروموسومات البوغ الصغير في الترادسكانتيا وخلايا الأطراف الجذرية في فيشيا فاباً , هما أنسب المواد لهذه الدراسة وتتفوق الأولى في هذا المضحار بسبب سهولة الحصول على أعداد كبيرة من الخلايا لأغراض المقارنة ولهذا فان التغيرات التي سنأتي على وصفها ستكون مستمدة , غالبا , من هراسات الترادسكانتيا وذلك بالرغم من معرفة أن بعض التغيرات مشلل الانقلابات غير الشاملة للسبنترومير والانتقالات المتبادلة يسهل فشل اكتشافها فيها عير أن الأطراف الجذرية في الفيشيا أو في الآليوم سيبا هي آكثر صلاحية في حالة استعمال المعاملات الكيميائية بدلا من الاشعاعات حيث ان اختراق المادة الكيميائية الى النواة يمكن أن يجرى بطريقة كمية معقولة وقد وصف دارلنجتون ولاكور (١٩٤٢) معظم طرق تحضير هذه المواد للدراسة و

ويمكن تقسيم التغيرات التركيبية ، في الترادسكانتيا والكائنسات الأخرى أيضا ، الى طرز كروماتيدية وطرز كروموسومية ، فالأولى تنشسا من تعريض الخلايا بعد أن تصبح الكروموسومات مزدوجة فعلا الملووض أن ذلك يكون من أواخر مراحل دور الراحة والدور التمهيدي المبكر الىالدور الاستوائي حيث تكون الكروماتيدة وليس الكروموسوم هي وحدة الانفصام الما التغيرات الكروموسومية فتنشأ في الخلايا التي في دور الراحة وتسلك

الكروموسومات في هذا الدور كما لو كانت مفردة الخيط و وتجرى في المعادة دراسات الكروماتيدات بعد ٢٠ الى ٢٤ ساعة من التسعيم في حين تستعيل فترة من ٧٢ ـ ٩٦ ساعة لمساهدة انفصامات الكروموسومات وتوجد مرحلة انتقالية قد يوجد فيها الطرازان من السنوذ في نفس المتك أو حتى في نفس الحلية عير أن وقت ظهور هذه المرحلة ومدتها يتوقفان على فصل السنة (أي على درجة الحرارة وربما ظروف الضوء) ومرحسلة الإنتقال في النباتات المزروعة في صوبة زجاجية مع عدم التحكم الدقيق في درجة المرازة تبدأ بعد حوالي ٣٠ ساعة من التعريض أثناء أشهر الصيف وحوالي ٤٨ ساعة أثناء الشتاء وقد تستمر هذه اللرحلة من ١ الى ٢٠ ساعة عيما للفصل ٠

وسنستخدم فى وصف طرز الشنوذ فى الترادسكانتيا نظام التقسيم الذى اتبعه كاتشسايد ولى وتوداى (١٩٤٦) • وهذه الطرز موضحة بيانيا فى شكلى (١٠ أ- ٨ و ١٠ – ٩) ومدرج بهما تشكيلات كل من الدورين الاستوائى والانفصالى • الا أن عد الانفصامات في الشرائع يجرى عادة فى الدور الاستوائى لتحاشى الانفصامات الناتجة من التوتر فى الكروموسومات الضعيفة أثناه انتحركات الانفصالية • وكذلك لتحديد الملاقات الكروماتيدية التى تفقد عند الانفصال •

ويظهر الاقتضاب الكروماتيدى (شكل ١٠ ـ ٨) كثلمة فى احدى كروماتيدتى كروموسوم منقسم ويظل الجزء الخالى من السنترومير منضما مع كروماتيدته الشقيقة الى الدور الاستوائى ، اما فى موضعها الأصلى واما منحرفة عنه بعض الشىء نتيجة للدوران وفى الدور الانفصالى يتحسرر عادة الجزء المقتضب ولا يتحرك الى هذا القطب أو ذاك ، على أنه قد يبقى متصلا بباقى الكروموسوم بخيط رفيع مفروض أنه من المادة المغلفة ومناك شتى الدلائل للاعتقاد بأن عدد الانفصامات الكروماتيدية التى تحدث بالفعل أكثر جدا من التى تشاهد وأن عددها يختزل بسبب الالتحامات الارتدادية (أى أن الطرفين المنفصمين يلتحمان ثانية بالوضع الأصلى ولذلك يفشسل اكتشافهما) وقد قدر لى (١٩٥٥) أن انفصاما واحدا تقريبا من كل عشرين يبقى فعلا الى الدور الاستوائى وبعدئذ يندمل طرفاه المفصومان حيث يكونان قد فقدا القدرة على الالتحام الارتدادى أو تكوين تركيب جديد (أى الالتحام بالأطراف الأخرى المفصومة لتكوين تفيرات تركيبية) و

وتتضمن الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين انفصام كلتا الكروماتيدتين الشقيقتين في نفس الموضع تقريبا ومن المكن أن ينشأ عن ذلك أربعة تشكيلات مختلفة تبعا للالتحامات التي تقع بين الكروماتيدات الشقيقة وقد بين توداي (١٩٥٣) في الفيشيا فابا أن درجة التحام الكروماتيدات الشقيقة تتوقف على مرحلة الانقسام و فتكون في أكبر درجاتها قبيل الدور الاستوائي مباشرة وتقل بالتدريج حتى المراحل الاولى للدور التمهيدي ويبدو أنمثل منه العلاقة لا توجد في الترادسكانتيا ويتكون جسر كروماتيدي في الدور الانفصالي اذا حدث التحام بين الطرفين الشقيقين الأدنيين ويفقد الجسرة الخالى من السنترومير سواء حدث أو لم يحدث التحام بين الكروماتيدتين الشقيقتين وللتحام بين الكروماتيدتين

ر وحيث ان الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين تتضمن انفصسام الكروماتيدتين فانه من المكن نظريا الحصول على الانفصام في الاثنين في نفس الوقت عن طريق مسار واحد للتأين أو في كل منهما على حدة عن طريق مسارين مختلفين و وتكشف العلاقات الكمية للجرعات التي سنصفها فيما بعد أن كلا النوعين يحدثان ويمكن للسهولة الاشارة اليهما بطرازى الاصابة الواحدة أو الاصابتين و وتشير لفظة و اصابة و الى مسار التأين المفروض أنه المسئول عن الانفصام الابتدائى وعلى هذا فان الاقتضابات الكروماتيدية المشار اليها فيما تقدم تكون تبعا لذلك تغيرات من طرز و الاصسلبة الواحدة و

وتعرف عادة طرز التغيرات السالفة الذكر و بالانفصامات البسيطة وتوجد غالبا بعد أشعة - X في الترادسكانتيا • أما و التغيرات المركبة ع فهي التي تنتج من اعادة الاتحاد بين اثنين أو أكثر من الانفصامات الكروماتيدية أو الانفصامات المتماثلة للكروماتيدتين • وهي بكل جلاء من الطراز و الثنائي الاصابة » • والاتحادات الناتجة التي تعرف جملة و بالتبادلات الكروماتيدية » مختلفة • وفي الغالب تكون ذات طبيعة معقدة عند استعمال جرعات عالية من الاشعاعات ولكنا سنكتفي بوصف الطرز الاكثر شيوعا •

وقد تكون التبادلات « بينية » أو « داخلية » وكل منهما اما أن تكون مرسلة واما غير مرسلة • فالتبادلات البينية تتضمن التحامات جديدة بين الأطراف المفصومة لكروموسومين مختلفين ، أما الداخلية فهي بين الأطراف

	بين متأمرأ وتميي	استواف	انتصالم	
إ منابة وامنة				انتضاب كمدوا تيرق
رامدة	*		√ c	اقتضاب يتماثق أ
	TX.	C C	J	لكروماتيدتين
19		P		تبا دم خديموللز
إمابتات	A		$\langle \rangle$	الطوش
			<	عيدم علة
			✓ ✓	والمراجة

شكل 1-A: تغيرات كروماتيدية استحدثت في الدور البيني أو التمهيدي المبكر في الوقت الذي تكون فيه الكروموسومات ، من حيث استجابتها للاشماع ، مزدوجة طوليا ، مبينا مظهرها في الدورين الاستواثي والانفصالي للانقسام الميتوزي ، مواضع الانفسامات التي تحدث في الدور البيني مبينة بخطوط عرضية قصيرة ، كما بينت طبيمة التغير اذا ما كانت أحادية او ثنائية الأصابة ،

المفصومة لنفس الكروموسوم • فاذا كان مرسلا كان الالتحام الجديد بين الأطراف المفصومة شبيها في طبيعته بما يحدث في العبور , فتتبادل قطيع الكروماتيدات ثنائية السنترومير

ولا كسرات عديمة السنترومير ، غير أن تلازم الكروماتيدات الشقيقة يحفظ مثل هذا الشذوذ الى المور الاستوائى فلا ينحل الا عند الدور الانفصالى ومن الناحية الأخرى اذا كان الالتحام الجديد غير مرسل فان التشكيل الناتج يكون مختلفا فى التبادل البينى عنه فى الداخلى و ففى البينى تتكون كروماتيدة ثنائية السنترومير وكسرة عديمة السنترومير (لا سنتروميرية) ويتكون جسر كروماتينى فى الدور الانفصالى القادم أو فى الذى يليه وفى الطراز الداخلى غير المرسل اذا كان التبادل بين ذراعى نفس الكروماتيدة فانه ينتج كروموسوما حلقيا وكسرة لا سنتروميريه ، ولا يمكن لاى منهما الاستمرار والبقاء الى غير حدود وقد شوهدت التبادلات المتمائلة للكروماتيدتين والمشتركة الكروماتيدية ـ المتمائلة فى كلا طرازى التبادلات البينى والداخلى ولكنها نادرة نسبيا بمقارنتها بالتى وصفت ومن بين جميع التبادلات المكنة نجد أن البينية أكثر جدا من الداخلية بينما نجد غير المرسلة أقل فى معدلها بعض الشىء من المرسلة و

ويقع التغير الكروموسومى ، الذى يستحدث فى الكروموسومات التى تكون مفردة فعلا من حيث استجاباتها للاشعاعات ، فى أربعة طرز هى : العديدة السنتروميرات ، والحلقية ، والاقتضابات الوسطية أو الطرفيسة (شكل ١٠ - ٩) ، فعديدة السنتروميرات هى بكل بساطة تبادلات بينية غير مرسلة ترى عادة فى صورة كروموسومات ثنائية أو ثلاثية السنترومير ، بينما الحلقية تبادلات داخية غير مرسلة ، ويصاحب كل من هذين الطرازين كسرة لاسنتروميرية تبدو مزدوجة فى الدور الاستوائى ،

وتتباين التحركات الانفصالية في التبادلات غير المرسلة • فقد تنفصل الكروماتيدات الثنائية السنترومير انفصالا نظيفا أو قد تتشابك أو تكون جسرا مزدوجا • كما قد تنفصل الكروماتيدات الحلقية انفصالا نظيفا أو قد تتشابك أو قد تنتج حلقة مفردة كبيرة ثنائية السنترومير • وعند تكوين كروماتيدات ثلاثية أو رباعية السنترومير/فان سلوكها في الدور الانفصالي يكون غالبا معقدا تماما •

ولا يمكن على وجه التأكيد التفرقة المرثية بين الاقتضابات الكروموسومية البينية والطرفيه ويعتبر الطراز الأخير المفروض أنه من تغيرات الاصابة الواحدة ، عرفيا أنه هو الذي تكون فيه الاقتضابات أطول من قطر الكروماتيدة (مع أنها قد تكون أقصر أيضا) وعند الانقسام طوليا يكن رؤية الكروماتيدتين

	بيغت	استوائ	و خالف ا	L
إصابة رامنة	\nearrow		\	اقتضاب لحرفث
اصابتواحك أوإصابناه	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	\\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\		
	X	0	0=	वस्ं
إمابات	X		$\langle \rangle$	ثنائي استفعير
		7	< > >	انتكالدمتبادل

شكل ١٠ ـ ٩ : تغيرات كروموسومية استحدات في الدور البيني في الوقت الذي تكون فيه الآكروموهومات من حيث استجابتها للاشماع مفردة طوليا ، مبينا مظهرها في الدورين الاستوائي والانفصالي للانقسام الميتوزي ٠ مواضع الانفصامات التي تحدث في الدور البيني مبينة بخطوط عرضية قصيرة ٠ كما بينت طبيعة التغير اذا ما كانت أحادية أو ثنائية الاصابة ٠

اللاسنتروميريتين توازى كل منهما الأخرى ومن ناحية أخرى فأن الأقتضابات البينية تكون عموما حلقات لا سنتروميرية مختلفة الأحجام تتكون من التحام الأطراف المفصومة ، وكثير منها صغير الحجم تماما و وفي حين أنه من المحتمل أن الحلقات الكبيرة منها قد تكون نتيجه اصابتين ، هناك احتمال قوى في أن يكون البعض منها من طراز الاصابة الواحدة نتج من مسار واحد للتأين (ريك ١٩٤٠) •

وفى الترادسكانتيا ، كما هو فى أى كائنات أخرى تشعم فيها الخلايا أثناء الانقسام ثم تدرس ، تنتج أنواع من التغيرات لا يمكن اكتشافها . فالتبادلات الكروموسومية المرسلة البينية منها والداخلية والانقلابات غيرالشاملة للسنترومير لا يمكن ادراكها في انقسام البوغ الصغير أو في خلايا الطرف الجذري الا اذا كان التبادل الكروماتيني غير متكافى، في الحجم الى درجة كافية لتغيير حجم الكروموسوم أو لنقل موضع السنترومير ، كما لا يمكن ادراك الانقلابات الشاملة للسنترومير الا اذا غير الانقلاب موضع السنترومير نتيجة لانفصامين غير متساويي البعد عن السنترومير ،

ويؤدى ، طبعا , الكثير من التغيرات التى وصفت الى موت الحسلايا الأحادية المجموعة لسبب فقد أو عدم تساوى توزيع الكروماتين الأساسى ، أما اذا كانت لها القدرة على الحياة فانه يمكن دراستها فى الخلايا الميوزية فى أفراد النسل الناتج من الآباء المشععة ، وتدل دراسات الدروسوفلا والذرة على أن الانقلابات والانتقالات المتبادلة شائمة الحدوث ، وفى الانسجة الثنائية المجموعة تتسبب معظم طرز التغيرات غير المرسلة والاقتضابات التى استحدثت فى الخلايا الجاميطية فى موت الخلايا بسبب فقد كروماتينى أو بسبب تداخل فى عملية انقسام الخلية (تجمع هذه جميعا فى الدروسوفلا تحت المصطلح د الميتات السائدة ، وفى الذرة تحت اسم دالبوار الجنينى، وفى أنسجة كالأطراف الجذرية المرستيمية تميسل الحال الى استبعاد مثل وفى أنسجة كالأطراف الجذرية المرستيمية تميسل الحال الى استبعاد مثل هذه التغيرات ، ومع توالى الانقسامات يقل تدريجا ما يتبقى منه ،

وجميع طرز التغيرات التي وصفت تستحدث بسهولة بوسساطة الاشعاعات المؤينة ، غير أن أشعة ما فوق البنفسجي (وهي ليست عؤينة) ليست في ذات الكفاءة من حيث الطاقة في فصم الكروموسومات وليس لها نفس التأثير في احداث هذا المدى الواسع من طرز التغيرات ، ويستدل على ذلك من دراسات في الذرة والدروسوفلا والترادسكانتيا ، ولكن هنساك بعض التناقضات التي لاتزال تفتقر الى تفسير ، فقد دلت الدراسات المبكرة في الذرة (ستادلر وأوبر ١٩٤٢) وفي الترادسكانتيا (سوانسون ١٩٤٠ أ , ١٩٤٢ ج ، ١٩٤٣ أ ، سوانسون وستادلر ١٩٥٥) على أن الاقتضابات الكروماتيدية فقط هي التي تستحلث بعد التعريض لاشعة ما فوق البنفسجي وانه لم يكن هناك انقلابات ولا انتقالات ولا اقتضابات متماثلة للكروماتيدات ، ومن ناحية أخرى فان البيانات المديثة قد دلت على غير ذلك ، فقد بين فابرجي (١٩٥١) عن طريق دراسة موزايكات في أندوسبرم الذرة أن اشعة ما فوق البنفسجي تحدث بسهولة نفس طرز التغيرات المركبة كالتي تحدثها أشعة - X ، في حين بين كيربي _ سميثوكريج (١٩٥٥) , مستعملين اشعة - X ، في حين بين كيربي _ سميثوكريج (١٩٥٥)) , مستعملين

حبوب لقساح الترادسكانتيا المجففة أن التبادلات والاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين وكذلك الاقتضابات الكروماتيدية تستحدث بسمهولة بوساطة اشعة ما فوق البنفسجى و ربما تكون الكروموسومات فى حبوب اللقاح المجففة تختلف استجابتها لأشعة ما فوق البنفسجى عن نفس النويات فى المحور التمهيدي لأنقسام الأنبوبة اللقاحية (وهى المرحلة التي شععها سواتسون) ولكن تشير الحقيقة في أنه يمكن استحداث الاقتضابات البينية في المدروسوفلا (سليزينسكى ١٩٤٢) , والتي يظهر أنها ذات تشأة ثنائية الاصابة ، الا أن الاعتقاد السابق الخاص بعدم امكان التحام الأطراف المفصومة الناجمة عن أشعة ما فوق البنفسجى اعتقاد غير صحيع ، وان أي طرف مفصوم , بغض النظر عن الوسيلة التي فصم بها , يمكنه الالتحام مع طرف آخر مفصوم , بغض النظر عن الوسيلة التي فصم بها , يمكنه الالتحام حلقية في الذرة عرضت لأشعة ما فسوق البنفسجى (شولتز ١٩٥١) ، حلقية في الذرة عرضت لأشعة ما فسوق البنفسجى (شولتز ١٩٥١) ،

وهناك طراز آخر من التغيرات التركيبية التي شوهدت وتتضمن وحدة تقسيمية للكروموسوم أصغر من الكروماتيدة • وقد أشار اليها مبكرا نيبل (١٩٣٦) في دراسة لكروموسومات الترادسكانتيا الميوزية المسععة ، وقد شوهدت اقتضابات وتبادلات نصف كروماتيدية في كروموسومات الأنبوبة اللقاحية لنفس الجنس بعد التعريض لكل من أشعة -X وأشعة مافوق البنفسجي (سوانسون ١٩٤٧) • وحديثا بين لاكور وراوتسهاوزير (۱۹۵۳) وكرَاوز (۱۹۵۵) وساكس وكنج (۱۹۵۵) ، عمليا تكوينها وعلى الأخص في الكروموسومات التي تشعع في الدور التمهيدي المتأخر أو الدور الاستوائى المبكر ، بينما بين سليزينسكى (١٩٥٠) أن أجنة الدروسوفلا الشمعة قد تكشف عن تغيرات تتضمن خيوطا أقل من ١٦/١ من قطـــر الكروموسيوم • ويبدو أن الكروموسيومات عديدة الحيوط بالرغم من أنها خي معظم الحالات تستجيب الي الاشعاعات كما لو أنها أحادية أو ثنائيـــة الحيوط • ويعارض استرجرن و واكونيج (١٩٥٤) حدوث انفصامات نصف كروماتيدية أو أقل من ذلك ويعتبران أنه من المبكن فقط حدوثالانفصامات الكروماتيدية ويعمزوان التأثيرات التى وصفهما الآخرون الى تغميرات شكلية في المادة المغلفة •

من هذه للشباهدات يتضح أن الاشعاعات لا تصل في تأثيرها الى درجة

من الدقة كافية لتعيين التركيب البنائي المتعدد الخيوط للكروموسومات وأن الانفصامات التي نحصل عليها نتيجة لاشعاءات في هيئة انفصامات كروماتيدية أو كروموسومية لابد أن تتضمن من المقاطع العلولية للكروموسوم آكثر من مقطع أو اثنين و ولهذا لا يمكن الاجابة بأى درجة من التأكد عن السؤال الحاص بالوقت الذي يقع فيه تكاثر الكروموسوم طوليا عن طريق تجارب التشعيع وهذا بالرغم من ادراك أنه من المكن الفصل الى درجة معقولة من التحديد بين فترة لحدوث التغيرات الكروماتيدية وأخرى لحدوث التغيرات الكروموسومية مع وجود فتسرة تداخل بينهما وأما عن المدى الذي يمكسن اليه تحليسل الموزايكات في الدروسوفلا التي تنشأ بعد المعاملة بأشعة - X أو غاز الخردل فيما يتعلق بتعدد الخيوط في الكروموسوم في رأس الاسبرم فهو أمر ماذال في حاجة الى التحديد بطريقة مقنعة (أورباخ ١٩٥٠، ١٩٥١) و

ولا تختلف كثيرا النتائج المستمدة من تشعيع الاسبرمات في الدروسوفلا عن النتائج التي وصفت في الترادسكانتيا عير أن طرق الكشف المختلفة تكمل كل منها الأخرى • فمثلا بينما لا يمكن في كروموسومات الفدد اللعابية الا كشف التغيرات القادرة على الحياة _ ومعظم هـنه حميت في الحسالة الأصيلة (شولتز ١٩٣٦ ، كاوفمان ١٩٥٤) مما يدل على وقوع تلف غير قابل للاصسلاح في التركيب الوراثي بالكروموسوم نتيجة للاشعاع _ فانه يمكن فحص هذه التغيرات بتفصيل أوفي كثيرا مما يمكن في الترادسكانتيا فمثلا ، وصف كاوفمان (١٩٤٣) تنظيما جديدا معقدا يتضمن اثنسين وثلاثين انفصاما وهو عمل يستحيل تحقيقه في كروموسومات النبات •

تسوزيع الانفصسامات

ان توزيع الانفصامات التى تتضعنها التغيرات فى كروموسسومات الترادسكانتيا ليس عشوائيا ، حيث أنه فى خلايا الأبواغ الصغيرة يكون معدلها فى المناطق الدنيا من الكروموسومات أعلى منه فى المناطق المستطرفة (ساكس ١٩٤٠ ، ساكس وماذر ١٩٤٠) ، بينما يظهر أن العكس هو الصحيع فى كروموسومات الأنبوبة اللقاحية (سوانسون ١٩٤٢ جى) ، وقد يدل هذا على أن توزيع الانفصامات الابتدائية ليس عشوائيا ولكن ربما أنه من المحتمل كثيرا أن يكون التحام الأطراف المنفصمة غسير عشوائى ، وكذلك حيث أن الالتحام الارتدادى يعيد ثانية اتصال أغلبية الانفصامات الأصلية

التى حدثت فلابد أن يكون الالتحام الارتدادى بالمثل غير عشوائى • ولا يمكن للمرء أن يحدد مباشرة توزيع الانفصامات الابتدائية فى أى كائن ، ولكن لا يوجد سبب يضطرنا الى الاعتقاد بأن التأثيرات الابتدائية لاشعة - لل غير عشوائية • وليس من الواضح تماما أى الأنظمة يدخل فى تقرير عدم عشوائية عملية الالتحام وذلك بالرغم من أن ساكس (١٩٤٠) اقترح أن ذلك ربما يرجع الى التوتر الناتج من حلزنة الكروموسومات والذى يمكن أن ينشأ أولا فى مناطق السنترومير •

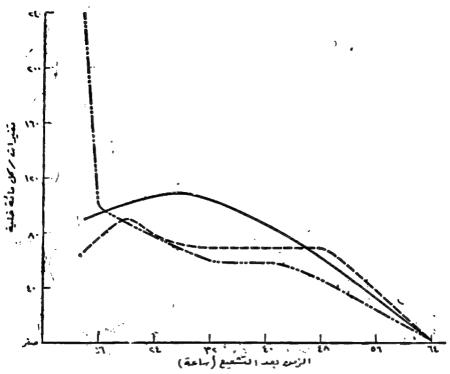
وفى الدروسوفلا والسيارا ، يختلف طابع التنظيمات الجديدة التى تحدثها الاشعاعات فى الجنسين ، ففى الذكور يبدو أن جميع طرزالتنظيمات تحدث ، أما فى الاناث فان جميع التنظيمات تقريبا من الطرز الداخلية أى لا يوجد الا قليل من الانتقالات (كراوس ١٩٥٠ ، كاوفمان ١٩٥٤) ، ومن الصعب تفسير غياب الانتقالات فى الاناث نظرا للسهولة التى تسمستحدث بها فى الكائنات الآخرى ولكن ربما أن ذلك كان يعتمد على طابع لتوزيع الكروموسومات داخل الخلية بحيث يمنع بعد كل منها عن الآخر تكوين التبادلات بينها ،

تباين الحساسية بن الخلايا وبين الكائنات

مازالت العوامل التى تحدد حساسية الكروموسومات للانفسسام بالإشعاعات غير مفهومة • وقد حصر سبارو (١٩٥١) العوامل المختلفة التى قد تكون مسئولة عن ذلك • واحدى الصعوبات التى تقابل ، هى تقرير ما اذا كانت الغروق النهائية فى معدلات التغير ترجع الى فروق فى المعدلات الابتدائية للانفصامات قبل الالتحامات الارتدادية والالتحامات المكونة للتغيرات أو من تفاضل فى معدلات الالتحام الارتدادى • وكما سنوضحه فيما بعد ، ليس الموضوع سهل الحل ، ولكن الحقيقة باقية فى أن للكائنات المختلفة حساسيات متباينة الى درجة كبيرة وأن نفس الأمر صحيح للخلايا المختلفة فى نفس الكائن ولكن بدرجة أقل •

وتوضع جيدا دراسات الترادسكانتيا النقطة الأخيرة (ساكس وسوانسون ١٩٤١) ويمكن ترتيب الطرز الأربعة من الخلايا التي يمكن دراستها بسهولة نزوليا تبعا لحساسيتها كما يلى : الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة ثم الأبواغ الصغيرة ثم خلايا الأطراف الجذرية ثم النويات التناسلية في حبوب اللقاح الناضجة ، مع العلم بأن حساسية الخلايا الميوزية بلغت من 7 الى 9 ضعفا للحساسية في النويات التناسلية 9 وللآن لم يحدد ما اذا كانت الفروق في الحلزية أو في محتوى 8 النويات التناسلية 9 وللآن لم يحدد ما اذا أخرى هي المسئولة عن ذلك 9 والواقع أن سميث (9 المناس من تريتكوم مونوكوكوم ، تختلف عن السلالات الاخرى في عامل مندلي واحد ، من تريتكوم مونوكوكوم ، تختلف عن السلالات الاخرى في عامل مندلي واحد ،

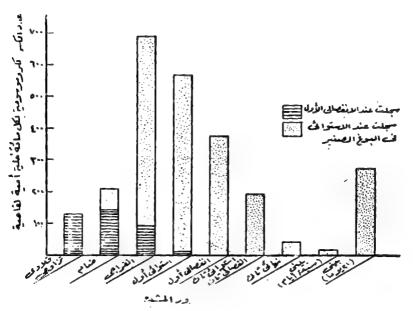
وقد خصص قدر كبير من الدراسة لما يقع من تغيرات في حساسية الخلايا خلال مجرى الانقسام الخلوى • ويبين شكل (١٠ ـ ١٠) طابع الحساسية في الترادسكانتيا ، ولا توجد انفصامات في الدور الاستواثي تقريبا اذا أجرى الفحص بعد التشعيع مباشرة ولكنها تصل الى الذروة بعد حوالى ١٢ ساعة أي ما يناظر التعريض في الدور التمهيدي المتوسط أو المتأخر ، وبعد ذلك يتناقص معدلها وفي هذه الدراسة بالذات ، وقد أجريت في وقت كانت الدورة الميتوزية فيه منخفضة نسبيا ، ظهرت التغيرات الكروموسومية بعد ٤٨ ساعة من التشعيع وسرعان ما اتخذت معدلا ثابتا استمر ساعات كثيرة •



شكل ١٠ ـ ١٠ : علاقة معدل التغيرات الكروماتيدية في الأبواع الصغيرة لنبات الترادسكانيا مع الزمن المنتفى بعد الاشماع • وليس من المبكن ايجاد الملاقة بين الأدوار المختلفة للانقسسام الميتوزي وبين الزمن المتقفى بعد «الاشماع على وجه دقيق ، لأن الاشماع يؤثر على التتابع الزمني للانقسام ، فيقصر التتابع الزمني بعرجة كبيرة اذا أجريت العراسة في أشهر الصيف عنعمايكون معدل عملية تكوين الجاميطات في الأبواغ الصغيرة أشرع (أجريت هذه العراسة في فبراير) • الحط البياني المتصل للاقتضابات الكروماتيدية والحط المتقطع للاقتضابات المتماثلة للكروماتيدين والخط ذر الشريط والنقط للتبادلات الكروماتيدية • الجرعة ١٥٠ رونتجن بعدل ٥٠ رونتجن مي الدقيقة •

على أن المقاومة النسبية لكروموسومات الدور الاستوائي للانفصام مقاومة خادعة ، حيث انه رغم عدم امكان اكتشاف التغيرات في البداية فانها تظهر في الانقسام التالى • وانه لمن الواضع تماما الآن أن الدور التمهيدى المتأخر والدور الاستوائي هما أكثر المراحل تعرضا للانفصام بالاشعاعات المؤينة • ويستدل على هذا من دراسة سبارو (١٩٥١) للانقسام الميوزى في الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة في التريليوم (شكل ١٠ ـ ١١) • وقد وجد هذا الطابع من الحساسية في كائنات أخصرى ، نباتية وحيوانية على السواء ،

يمكن فيها دراسة الدور الاستوائى المباشر والأدوار الاستوائية التألية له , وبالرغم من هذا لم يمكن ثانية التعرف على العوامل التى تحدد ذلك ، أما فى حالة أشعة ما فوق البنفسجى فان ذروة الحساسية فى كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا تتحقق فى مرحلة أبكر قليلا عما هو فى حالة أشعة - X ولكن لا يمكن دراسة هذه الكروموسومات الاخلال هذا الانقسام وليس بعده ، ولذلك لا يمكن مقارنتها مباشرة بالبيانات المستفيضة لأشعة - X المأخوذة من كروموسومات الأبواغ الصغيرة أو الكروموسـومات الميـوزية (سوانسون ١٩٤٣) .



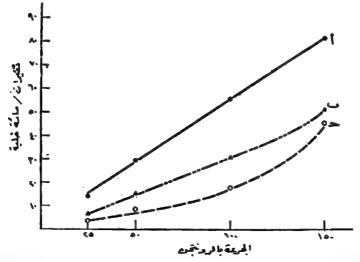
شكل ١٠ ــ ١١ : عبد الكسر الكروموسومية المستحدثة من جرعة ٥٠ روتتجن في أدوار مختلفة من عملية تكوين الأبواغ الصغيرة في تريليوم الكتوم ٠

وقد بين ساكس (١٩٤٢) أن حساسية الكروموسومات تتوقف جزئيا على وجود أو غياب السنترومير • فقد شععت الكروموسومات أولا فى دور الراحة لتنتج كروموسومات ثناثية السنترومير وكروموسومات حلقية مع الكسرات اللاسنتروميرية المصاحبة لها , وبعد ذلك شمعت فى مرحلة تالية لانتاج تغيرات كروماتيدية • وقد بلغت التغيرات الأخيرة فى الأجسراء الكروموسومية المحتوية على سنترومير عشرة أمثالها فى الأجزاء الحالية من السنترومير عند مقارنتها على أساس الطول م وقد تحصل ريز (١٩٥٣) أيضًا على دليل يشير الى وجود سيطرة سنتروميرية على انتاج التغيرات •

النتائج الكمية

وقد أمكن الوصول الى تفهم للطريقة التى تحدث بها الاشعاعات انفصام الكروموســـومات ، ومعظم هذا التفهم مستمد من الدراسات الكمية الخاصة باعتماد محصول التغيرات على جرعة الاشعاع وشدته • وقد تحصل ساكس مبكرا (١٩٣٨ و ١٩٤٠) على مثل هذه البيائـــات كما لخص لى (١٩٥٥) مبكرا (١٩٣٨ و ١٩٤٠) على مثل هذه البيائــات كما لخص لى (١٩٥٥) وجايلز (١٩٥٤) الأدلة الحديثة التى تلت ذلك • وتؤلف دراسات جايلز الخاصة بالنيوترونات (١٩٤٠ ب ، ١٩٤٣) أساسا هاما للمقارنة الكمية مع نتائج أشعة - X ، وتسمع بتكوين نظرية شاملة تصل التأثيرات البيولوجية بكل من البيانات الفيزيائية والكيميائية الاشعاعية •

ولكل طراز من التغيرات علاقة معينة بجرعة الاشعاع • وبعضها ولكن ليس جميعها , يعرض علاقة كمية بشدة الاشعاع • وفى حالة الاشعاعات المؤينة , تعطى الاقتضابات الكروماتيدية علاقة طولية مستقيمة مع الجرعه (شكل ١٠ ـ ١٢) , وفى نفس الوقت تكون مستقلة عن شسدة الاشعاع



شكل ١٠ ـ ١٢ : علاقة معدل حدوث التغيرات في الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا بجرعات الشعة - \overline{X} (1) اقتضابات كروماتيدية (ب) اقتضابات متماثلة للكروماتيدين ، (ج) تبادلات كروماتيدية .

(معدل الجرعة) , فيحدث مقابل كل وحدة من الجرعة نفس العدد من التغيرات سواء كانت الشدة مرتفعة أو منخفضة • ونتيجة لذلك يعتبر هذا طرازا من التغيرات ناشئا من حدث مفرد أى من مسار واحد من الاشعاع ويشار اليه بالتغير طراز الاصابة الواحدة • ويبدو أنه لا يوجد حد أدنى (عتبة) للجرعة التي لا تحدث عنده هذه التغيرات •

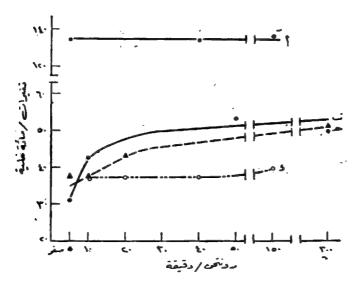
ومن ناحية آخرى , قان التبادلات الكروماتيدية والكروموسومية تعتبر من التغيرات الثنائية الاصابة وذلك فيما يتعلق بأشعة -X وأشعة جاما • أما علاقتهما بالجرعة فهى أن المنحنى البياني للجرعة لا يعطى خطا مستقيما • وعند استعمال اشعاعات مرتفعة الشدة (حوالى ١٥٠ رونتجن في الدقيقة) • كان معدل التغيرات متناسبا تقريبا مع مربع الجرعة ، ولكن اذا انخفضت شدة الاشعاع بقدر كبير فان الأس الذي ترفع اليه الجرعة ينخفض أيضا • وعلاقة التناسب مع مربع الجرعة نحصل عليها أيضا اذا حفظ وقت التعريض ثابتا مسع تغير شدة الاشعاع • ولهذا يمكن ، بصفة أساسية ، استخلاص أن ناتج التغيرات يتزايد بنسبة مربع الجرعة وأن التبادلات تنشأ من حدوث انفصامين منفصلين • غير أن الالتحام الارتدادي يمكنه استبعاد الانفصامات من الاشتراك في عمليات التبادل اذا كان الوقت بين الانفصامات طويلا • وهذا يؤدي فعلا الى عدم تناسب النتائج الكمية الا اذا اعطيت الجرعة في فترة قصيرة أو الا اذا استخدمت نفس مدة التعريض في كل الجرعات •

وتعسرض الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين والاقتضابات البينية للكروموسوم علاقة مع الجرعة متوسطة بين الاقتضابات الكروماتيدية طراز الاصابة الواحدة والتبادلات طراز الاصابتين • ويتزايد ناتج الاقتضابات البينيه بنسبة الجرعة مرفوعه للاس ١٩٥٥ (ريك ١٩٤٠) بينسا تقسم الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين بين القوة ١٠٥ و ١٩٥٥ وتتوقف القيمة على الأشعاع المستخدم (كيربي _ سميث ودانيالز ١٩٥٣ ، تواداى ١٩٥٣) وتكون هذه الطرز من التغيرات خليطا من طرز الاصابة الواحدة والاصابتين وعلى الرغم من أننا نتوقع علاقة لها أخرى مع شدة الأشعاع فان ذلك لم يتضع غمليا للآن أنه صحيح (جايلز ١٩٥٤) •

وتعرض جميع طرز التغيرات علاقة مستقيمة مع الجرعة عند استخدام النيوترونات وجسيمات الفا (جايلز ١٩٤٠ ب) و (كوتفال وجراى ١٩٤٧)

وهذا صحيح لجميع النيوترونات المتباينة الطاقات (كونجر وجايلز ١٩٥٠) وكذلك للنيوترونات المنطلقة من التفجيرات النووية (كونجر ١٩٥٤ أ, ب) و (كيربي مسميث وسوانسون ١٩٥٤) و ومن المعتقد أن هذه الاشعاعات الجسيمية وهي كثيفة التأيين ، لها القدرة على فصم أكثر من كروموسوم واحد أثناء مرور جسيم مؤين واحد خلال النواة ولهذا فان علاقة التناسب مع مربع الجرعة لم يعد ينطبق و

ويبين الشكل (١٠ ـ ١٣) تأثير شدة الأشعاع على ناتج التغيرات التبادلية ويمكن ملاحظة أنه مع الجرعة الثابتة يوجد خفض تدريجي في ناتج التغيرات مع أشعة -X. كلما انخفضت الشدة • على أن هذه العلاقة لا توجد مع النيوترونات ١٠ ولما كان الالتحام الارتدادي دائم الحدوث ، ولما كانت عمليتا الالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة تتنافس كل منهما مع الأخرى ، فان عدد الانفصامات المتوافرة ، في أي وقت ، للاشتراك في التحامات جديدة يقل شيئا فشيئا كلما طال الوقت بين حدوث الانفصامات • وتدل, بيانات يقل شيئا فشيئا على أن معظم الانفصامات - 190٪ تبعا لحسابات لى (١٩٥٥)



شكل ۱۰ ـ ۱۳ : علاقة معدل التغيرات بشدة آشمة X^- (۱) اقتضابات كروماتيدية (ب) تبادلات كروماومية (د) اقتضابات متماثلة للكروماتيدتين X^- (ب) برادلات كرومومومية (د) و تتجن في (ج) X^- (ونتجن في (ج) X^- (ونتجن في (ج) X^-

وكاتفنسايد ولى وتوداى (١٩٤٦)] تلتحم ارتداديا ولا يمكن اكتشافها ، وان متوسط الفترة التى يمكن أن تظل فيها الانفصامات مفتوحة للالتحام هو أربع دقائق أو أقل للتغيرات (لكروماتيدية التى تحدث فى الدور التمهيدى ، ولكنها أطول من ذلك بكثير للانفصامات الكروموسومية التى تحدث فىدور الراحة (ساكس وكنج ولويبولد ١٩٥٥) ومن المعتقد أن نسبة صخيرة من الانفصامات تبقى معلقة لفترة أطول من ذلك بكثير ، فى حين أنه فى الأطراف الجندية فى الفيشيا (وولف ١٩٥٤) تصل الفترة التى تبقى فيها الانفصامات قابلة للاشتراك فى التحامات جديدة الى بضع ساعات وليس بضع دقائق كما هى الحال فى الترادسكانتيا و أما فى الدروسوفلا فلا تجرى الالتحامات الجديدة حتى وقت الاخصاب (مولر ١٩٤٠) ولا كاوفمان ١٩٥٤) وقد اعتبر لين متنقص شدة الاشعاع يرجع غالبا الى الحقيقة فى أن الاشعاعات الابتدائية تجعل الكروموسومات أكثر مقاومة للتعرضات التالية ، وهذا بدوره يؤدى الى انخفاض معدل التغيرات ، ولكن لم تؤيد بيانات الباحثين الآخرين وجهة النظر هذه (جايلز ١٩٥٤) و

وعامل البعد مهم أيضا في تكوين التغيرات من طراز الاصابتين • وقد بين لى (١٩٥٥) على أساس طرق فيزيائية كمية ، أنه يجب أن يكون البعد بين الانفصامين في حدود ميكرون واحد في المتوسط حتى يمكن أن يشتركا في تكوين تبادل • وتفرض هذه العلاقة قيدا على تكوين التبادلات ، وتؤدى الى درجة معينة من عدم العشوائية في كل من توزيم التغيرات وطرزها •

وقد دلت الدراسات الأولى الحاصة بالكفاءات المقارنة لشتى الاشعاعات المؤينة على وجود فرق صغير في الكفاءة بين أشعة جاما وأشعة X القوية والمتوسطة , ولكن تحققت زيادة في الكفاءة فيما يتعلق بانفصام الكروموسومات عند استخدام أشعة X الحقيفة تماما • وحكذا في مقارنة لكفاءة الموجات الوحيدة اللون التي بطول ١٥ و و و و انجستروم , أعطت الأخيرة معدلا أعلى من الانفصامات وكلتاهما كان أكثر كفاءة من أشعة X ذات ١٥ و من الانجستروم , غير أنه وجد انخفاض في الكفاءة مع أشعة X ذات X انجستروم , ولكن يمكن أن يفسر ذلك على أساس فقد الطاقة بسبب الامتصاص كاتشسايد ولي ١٩٤٣) •

وهذه البيانات تتفق مع المتوقع على أساس كثافات التأين وعلى قوة نفاذ الاشماع • الا أن دراسات أكثر حداثة على حبوب اللقام الجافة للترادسكانتيا قد بينت أنه يمكن اظهار فروق واضحة في الكفاءة بن أشعة -X المتوسطة مقارنة أشعة -X ذات الموجة ٦٠ر٠ من الأنجستروم بأشعة جاما وجد أن التغيرات تكون بالنسبة ١٠٠ : ٧٠٠ بينما تحققت النسبة ٢ : ١ عند مقارنة أشعة -X ذات الموجة ٢٠ر٠ من الأنجستروم مع أشعة جاما ٠ وكانت أشعة بيتا قوة ٤٠٠ كيلو الكترون فولت Kev مماثلة في التأثير الي أشعة جاما المنبعثة من الكوبلت المشمع Co⁶⁰ • وقد تأكدت هذه النتائج في الأبسواغ الصغيرة للترادسكانتيا لكل من التغيرات الكروموسومية (كبربي _ سميث ودانيالز ١٩٥٣) والتغيرات الكروماتيدية (سوانسون ١٩٥٥) ٠

أما الإشعاعات الجسيمية أي النيوترونات وجسيمات ألفا ، فهي أشد في تأثرها بقدر كبير ، لكل وحدة من الطاقة تنتشر في النسيج ، مناشعاعات الطيف الكهربي المغنيطي (الكهرومغنيطي) • وقد وجد أنه كلما زادت طاقة النيوترون كان أقل كفاءة (جايلز ١٩٤٣) • ولكن بن جايلزوتو بياس(١٩٥٤). في مقارنة لأشعة -X والديوترونات السريعة وجسيمات ألفا , أن العامل الهام في تحديد الفاعلية ليس نوع الجسيمة بل هو معدل فقدها للطاقة في الأنسجة • وعقارنة النيوترونات بأشعة -X القوية وجد أن نسبة الفاعلية البيولوجية لهما حوالي ٥ر٤ للتغيرات الكروموسومية وأقل نوعا ما (٧ر٢) للطرز الكروماتيدية (جايلز ١٩٤٠ ب ، ١٩٤٣) ، ولكن تدل نتائج كونجر (١٩٥٤ ، ب) وكيربى ـ سميث وسوانسون (١٩٥٤) على أن للنيترونات فاعلية بيولوجية نسبية أعلى بكثير مع ارتفاع النسبة في حالة التغيرات الكروماتيدية منها في حالة التغيرات الكروموسومية •

غير أن هناك صعوبة فنية أصيلة تعترض تحديد الكفاءة البيولوجية النسبية للنيوترونات بدقة ، وذلك أنه يكاد يكون مستحيلا استبعاد أو تقدير قيمة ما يشوبها من اشعة جاما التي تصاحبها • هذا صحيح بنوع خاص عندما بكون مصدر النّيترونات سيكلوترونا أو تفجرا نوويا •

وللنيوترونات البطيئة المتولدة من النيوترونات السريعة والتي روضتها التصادمات الرجوعية الى متوسط للطاقة يبلغ ٢٥٠١٠ الكترون فولت ev

كفاءة أعلى بكثير من النيوترونات ذات طاقة مليون الكترون فولت Mev أو الكثر (كونجر وجايلز ١٩٥٠) وتحدث النيوترونات السريعة تأثيراتها بوساطة طرد بروتونات رجوعية من ذرات الايدروجين عن طريق عمليسة تشتت ، بينما تحدث النيوترونات البطيئة تأثيراتها عن طريق اصطياد وتفتيت النواة الذرية المركبة غير المستقرة التي تكونت داخل الخلية •

وذرات الايدروجين والبورون والنيتروجين هي ذرات الاصطياد الرئيسية والتي عند التفتت ينبعث منها على التوالي اشعة جاماوجسيمات الفاوبروتونات وتدل التقديرات الحسابية على أن من بين جملة المعادل الفيزيائي للرونتجن (الريب) للتأين الناتج يعطى الايدروجين والبورون والنيتروجين ١٦ و ٣٢ و ٥٢ في المائة على الترتيب • وتدل الحقيقة في أن بيانيات التغيرات مع الجرعة مستقيمة وأن جسيمات ألفا والبروتونات أعلى كثيرا في فاعليتها , على أنه يمكن بصفة عامة اهمال اشعاعات جاما وعدم اعتبارها ذات أهمية • والحقيقة أن كونجر قد قدر أن الاشعاع الفعال من التعريض للنيوترونات البطيئة هو ٣٨٪ جسيمات ألفا و ٦٢٪ نيوترونات تقريباً • واشعاع بهذا التركيب تكون فاعليته ، اذا أعطى من الخارج , حوالي خمسة أضعاف فعالية جرعات مساوية لها (في الريب) من أشعة -X ، ولكن اذا تولدت داخليا عن طريق تفتت نويات ذرية غير مستقرة فان النسبة تكون حوالي ١٥ : ١ أي أكثر فاعلية من المصادر الخارجية بما يقرب من ثلاثة أضعافها • وقد يكون هـذا نتيجة لتوزيع غير عشوائي في الخلية للبورون وربما للنتروجين أو قديرجم الى تحول العناصر غير المستقرة عند التفتت • فمثلا بين كونجر عمليا (١٩٥٣) أن تزويد المتك بحامض البوريك يزيد الناتج العادى من التغيرات أربع أو خمس مرات • وذلك بالرغم من أن تركيز البورون في المتك منخفض حدا ٠

وأشعة ما فوق البنفسجى هى النوع الوحيد من الاشعاعات غير المؤينة التى لها القدرة على فصم الكروموسومات (سوانسون وستادلر ١٩٥٥) • وقد دلت الدراسات الأولى على أن تشعيع كروموسومات الأنبوبة اللقاحية فى الترادسكانتيا قد أنتج اقتضابات كروماتيدية فقط رسوانسون ١٩٤٠ أفى الترادسكانتيا قد أنتج اقتضابات كروماتيدية فقط رسوانسون ١٩٤٠ أأشعة ما فوق البنفسجى ليست لها القدرة على الالتحام وعليه لا يكسون لها القدرة على تكوين تنظيمات جديدة تركيبية • وكان غياب التنظيمات

الجديدة الكبيرة في الدروسوفلا مما يميل الى تدعيم وجهة النظر هذه ، ولكن دل تكوين الاقتضابات البينية (الخلالية) ، والتي لابد أن يكون بعضها قد نشأ ، بالتأكيد ، نتيجة لانفصامين يتبعهما التحام ، على عدم صحة وجهة النظر هذه • وقد أيدت دراسة الكروموسومات الحلقية المعاملة باشعة ما فوق البنفسجي في الذرة (شولتز ١٩٥١) الحقيقة في أن العملية تتضمن كلا من الانفصاموالالتحام • بينما تبين دراسات كيربي - سسميث وكريج كلا من الانفصاموالالتحام • بينما تبين دراسات كيربي - سسميث وكريج المجففة في الترادسكانتيا لا تختلف كثيرا من الناحية النوعية عن التغيرات المجففة في الترادسكانتيا لا تختلف كثيرا من الناحية النوعية عن التغيرات الناتجة من أشعة - لا كما كشفت دراسات أكثر حداثة في الذرة (أمرلنج الموابرجي ١٩٥١) ، الاكثر عداثة من النعيرات كروموسومية مركبة • غير أن التنظيمات الجديدة التركيبية مازالت منخفضة المعدل جدا •

أما فيما يتعلق بالاقتضابات ، فان علاقتها بالجرعة (على الأقل مع ٢٥٣٧ أنجستروما) علاقة طولية مستقيمة (سوانسون ١٩٥٧ أ) على الرغم من أن هناك ما يدل على التشبع مع زيادة الجرعة ٠ أما فيما يتعلق بطول المسوجة فأن فاعلية ٢٥٣٧ انجستروما في انتساج الاقتضابات تبلغ عشرة أضعاف فأعلية خليط من ٢٩٦٧ و ٣٠٢٢ من الأنجسترومات لكل وحدة من الطاقة ٠ ويقارب الطيف الفعال في انتاج التغيرات في المدى الواقع بسين المامت و ٢٦٥٠ و ٢٩٤٧) على حبوب ١٩٥٥) ، وهذا يؤكد نتائج ستادلر وأوبر السابقة (١٩٤٢) على حبوب لقاح الذرة حيث تبين أن الاقتضابات الطرفية تتبع نفس الاتجاء مع وجود ذروة حوالي ٢٦٠٠ أنجستروم ٠

تزيد كثيرا على الكمية من الاشعاع الذي يمكن أن تتحمله كروموسومات الانبوبة اللقاحية •

العبوامل المعدلة

كانت النظريات الفرضية الأولى المتعلقة بالأنظمة التى تحدث بهسا الاشعاعات المؤينة التفسيرات التركيبية مبنيسة في معظمها على اعتبارات فيزيائية (أنظر لى ١٩٥٥ وما يلى في هذا الباب) • واعتبر أن العوامل الرئيسية هي طراز وجرعة وشدة الاشعاع • كما اعتبر أن الانفصام ثم الالتحام الارتداد أو الالتحامات الجديدة هي الأحداث البيولوجية الأولية ، مع اعتماد الانفصام على طراز الاشعاع وجرعته ،مع تحديد عمليات التنافس بين العمليتين المتنافستين ، الالتحامات الارتداديه والالتحامات الجديدة ، للناتج النهائي من المتغرات •

وقد أجريت تجارب عديدة لاختبار همنه النظريات ولم تقتصر فائدة هذه التجارب على توضيح وتوسيع معلوماتنا عن تأثيرات الاشعاعات بصفة عامة فحسب ، بل دلت أيضا على أن النظام الذي تعمل به الاشعاعات ، والعوامل البيولوجية المتضمنة ، أكثر تعقيدا جدا عما كان يظن أولا وققد أمكن احداث زيادة أو نقص في ناتج التغيرات بوساطة تعديل معدل الانفصامات أو الاخلال بالتنافس القائم بين الالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة ، وهناك دلائل على أنه يمكن التأثير على كل منهما بمعاملات بيئية اضافية ،

وتشير حقيقة أن التغيرات يكثير حدوثها في المناطق المجاورة للسنترومير وكذلك في أجزاء الكروموسومات التي تحتوى على سنترومير , مقارنتها بالأجزاء اللاسنتروميريه , الى أن تكرار حدوث الالتحام الارتدادى على مدى طول الكروموسوم ليس عشوائيا • كما استدل أيضا على أن الالتحام الارتدادى يمكن أن يتأثر بالتوترات الميكانيكية من الحقيقة في أنه يمكن زيادة معدل التبادلات والاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين بالمعاملة بالطرد المركزى اثناء فترة التعريض لأشعة -X (198 لفة في الدقيقة ، ساكس 198) (198) وبالذبذبة الصوتية (198) وبالذبذبة الصوتية (198) منى حين أن الكولشسين ، والمفروض أنه يتداخل في تكوين المغزل وبالتالى في حركة الكروموسومات ، يقلل الناتج

(برومفيلد ١٩٤٣ أ). • ولا يوجد من بين هذه العوامل ما يمكنه بمفرده من احداث التفيرات •

وان فهم وتفسير نتائج تجارب التشعيع المشترك لأكثر صعوبة • ففي نفس الوقت الذي تحدث فيه أشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٤٧ انجستروما) أشعة -X (جدول ۱۰ _ ٤) • فكان من نتيجـة معــاملة كروموســومات الأنبوبة اللقاحية في الترادسكانتيا بأشعة ما فوق البنفسجي قبل المعاملة بأشعة -X بفترة مقدارها ساعة ، أن انخفضت نواتج جبيم التغيرات المرئية الا أن ناتجي الاقتضابات الكروماتيدية والتبادلات كانا أشهد في انخفاضهما من ناتج الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين • في حين أنه كان من نتيجة المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي بعد المعاملة بأشعة - 🛣 أن انخفض ناتجا الاقتضابات الكروماتيدية والتبادلات ولكنها لم تؤثر في معدل الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين وتشدر نتائج المساملة اللاحقة ، بالإضافة الى الحقيقة المعروفة في أن لأشعة ما فوق البنفسجي تأثيرا واضحا على المادة المغلقة للكروموسومات ، الا أن عملية الالتحام الارتدادي قد رجحت كفتها على عملية الالتحامات الجديدة مما يمكن أنيرجع الى ازدياد مقاومة المادة المغلفة للكروموسومات المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي أو الى عرقلة حركة الكروموسومات • كما يشير عدم تأثير الاقتضاب المتماثل للكروموتيدتين الشقيقتين بالمعاملة اللاحقة الى أنهاتحدث مباشرة عندتعريض الكروموسومات الى أشعة -X · أما الانخفاض في ناتجي التبادلات والاقتضابات الكروماتيدية فكان متوقفاً على فترة الوقت بين التعريضين ، أشعة -X ثم ما فوق البنفسجي • وقد أمكن أيضا الحصول على بيانات عن الدرومسوفلا التنظيمات الكروموسومية الجديدة الكبيرة ولكنها لم تمنم حدوث الميتات السائدة المفروض أنها في الغالب تتكون من تغيرات شبيهة بالمسلماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين (كاوفمان وهولاندر ١٩٤٦) ٠

والمعاملات المستركة بين اشعة ما تحت الأحمر واشعة X اشد صعوبة في تفسير نتائجها والأولى وحدها ليست فعالة في احداث التغيرات وفي المدروسوفلا زاد معدل حدوث التنظيمات الجديدة الكبيرة القادرة على الحياة التي تحدثها أشعة X بعد معاملة سابقة بأشعة ما تحت الأحمر (حوالي

جدول ۱۰ _ ٤

معدلات النسب المئوية للتغيرات الكروماتيدية المستحدثة في كروموسومات الأنبوبة اللقاحية في الترادسكانتيا بوساطة اشعة -X واشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٣٧ انجستروما) كل بمفردها ومجتمعتين (من سوانسون ١٩٤٤)

ادلات . متوقع	التب مشاهد '	ومو تيدتين	الاقتضد الماثلة للكر مشاعد	رما تيدية	الكرو	العاملة	
_	۲۷۷۳	_	3961	-	۰۷ر٤		X
-	_	_	_	_	ه٠ر٣		$\mathbf{U}\mathbf{V}$
۲۷۷۳	٠٠٠٠	١٩٤	۲۲۰۰	ه٧ر٧	۱۲۳	U	V+X
_	۹۸ر۱	-	٥٠٠١	-	۱٥ر۳		X
-	-	-	-	-	۱۷د۳	(ساعتان)	UV
-	-	_	-	-	7,19	(تعاسه ۲)	UV
	-	-	-	-	۲۷ ۷۹	(۳ ساعات)	υv
۹۸ر۱	٠,٠٠	ه٠ر١	۱۷۱۷	דרנד	۴ 7۲۳	X (ساعتان)	+ UV
۸۸ر۱	۲٤٦/	ه٠ر١	۲۰۲۱	۶۹ر۳	۵۲ ر۲	X (۲٪۲ ساعة)	+UV
۹۸ر۱	7747	٥٠٠١	۸۵ر۱	۲ ٦ر٦	۲۷۲۳	X (۳ ساعات)	+ UV

^{*} ساعتین و % ساعة و ثلاث ساعات تدل على الوقت الذى مضى بعد انبات حبوب اللقاح الى وقت المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجى • اعطیت أشعة X- بعد ساعتین من الانبات وعلى ذلك تتبعها المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجى بالفترات : مباشرة ، % دقیقة ، ساعة على الترتیب •

٠٠٠٠٠ أنجستروم) ولكنها لم ترفع معدل الميتات السائدة أو المتنحية وكانت المعاملة اللاحقة فعالة فقط حين اعطائها وقت الاخصاب (كاوفمان وهولاندر وجاى ١٩٤٦، كاوفمان وويلسون ١٩٤٩، كاوفمان ١٩٥٤)، وهذا يؤيد الرأى بأن أشعة ما تحت الأحمر تشجع عمليات الالتحامات الجديدة غير أنه يتعذر فهم السبب في اقتصار الزيادة على التنظيمات الجديدة الكبيرة القادرة على الحياة وعدم شمولها غير القادرة على الحياة (الأخيرة يجب أن تضيف الى الميتات السائدة ولكنها بقيت دون زيادة) و

وفي الترادسكانتيا ، ترفع المعاملتان السابقة واللاحقة بأشعة ما تحت الأحمر ناتج التغيرات فيما عدا أن اللاحقة لا تؤثر الا قليلا على ناتج الاقتضاب المتماثل للكروماتيدتين الشقيقتين (جدول 10 - 0) 0 غير أن التاثير الرئيسي في الحالتين كان على التبادلات (سوانسون وهولاندر 1927 ، سوانسون 1929) 0 على أن الدراسات كشفت أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر حساس لدرجة الحرارة (سوانسون وروبرت وبوست 1907) مع ذروة لزيادة المعالية حوالي 10^0 وعدم التأثير بعد 10^0 10^0 (جدول 10^0 10^0 10^0 وكذلك كأن اعطاء صدمة حرارية (10^0 م لمدة 10^0 ثانية) فيما بين أشعة ما تحت الأحمر وأشعة 10^0 (في حالة المعاملة السابقة) أو فيما بين أشعة 10^0 وأشعة ما تحت الأحمر (في حالة المعاملة اللاحقة) ، سببا في زوال تأثير أشعة ما تحت الأحمر على كروموسومات الترادسكانتيا (سوانسون ويوست 10^0) 0

وتشير هذه النتائج الى أن كلا من أشعة ما تحت الأحمر وأشعة -X يمكن أن يحدثا حالات تنشيط أو عدم ثبات فى الكروموسومات (أى بالاضافة الى التغيرات المرئية التى تحدثها أشعة -X) التى يمكن أن ترفع الى مستوى الانفصامات الواقعية بوساطة فعل الاشعاع الآخر الذى يلى • وعلى هسذا يعتبر هذا التفسير أن أشعة ما تحت الأحمر تؤثر على الانفصامات لا على عمليات الالتحام الارتدادى أو الجديد • ولكن تقف ضد هذا التفسير الحقيقة في أنه لا توجد تجارب أخرى تدل على أن أشعة -X تريد من حساسية الكروموسومات فيما بعد (جايلز ١٩٥٤ ، كاوفمان ١٩٥٤) ، ولذلك فأن الطريقة الواقعية التى تؤثر بها أشعة ما تحت الأحمر فى انفصام الكروموسومات في المعاملات المستركة مم أشعة -X لا تزال تنتظر التحديد •

جدول ۱۰ ـ ه

معدلات النسب المتوية للتغيرات الكروماتيدية المستحدثة من معاملة مشهركة لأشعة ما تحت الأحمر واشعة - X في التراسكانتيا (من سوانسسسون وهولاندر ١٩٤٦) • الجرعة = ٥ د ٤٧٥ رونتجن

الماملة	الاقتضابات الكروماتيدية	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	التبادلات
\mathbf{x} \mathbf{x} +IR	78c7	77c1	۲۹ر٠
	77c0	8Fc7	۲۷ر۱
X	17c7	0 F c 7	۲۸ر۰
IR+X	7 Pc3	7 F c 7	۹۸ر۱ -

جدول ۱۰ ـ ٦

تأثير درجة الحرارة في تعديل فعالية اشعة ما تحت الحمراء معطاة كمعاملة لتشعيع الكروموسومات في الترادسكانتيا

بأشعة - 🗓

الزيسادة في المائة في الانفصسامات الكروماتيسدية	درجة الحوارة م٥
7ره	47
- Fc7	٣٠
– ז נד	40
٠٠٠	77
٥ر٢	71
٠ره٨	١٨
۰ره۱۲	10
٠د٢١٦	17
۰ره۸	V
٠٠٠٠	*

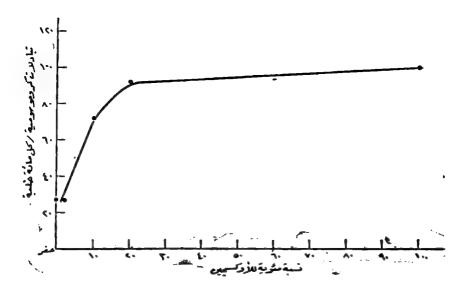
اشعة -X يجب أن تعمل بطريقة تختلف عن أشعة ما فوق البنفسجي التي سبق بعثها مع الأكسجين (أنظر ما يلي) • وبالتأكيد يمكن اطالة فترة الوقت بين التعريض لأشعة ما تحت الأحمر والتعريض لأشعة -X الى درجة كبيرة دون أن يؤثر ذلك في ناتج التغيرات الذي يلي (سوانسون ١٩٤٩) ، مما يدل على أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر على الكروموسسوم ثابت نسبيا عند درجات الحرارة العادية • وتتفق مع هذا نتائج يوست (١٩٥١) الحاصة بمقارنة التغيرات الكروموسومية مع التغيرات الكروماتيدية • الا أنمعاملات أشعة ما تحت الاحمر اللاحقة أحدثت زيادات في التغيرات الكروموسومية لم تحدثها في الكروماتيدية , وذلك حتى في حالة اجرائها في الوقت الذي تكون فيه الكروموسومات مزدوجة طوليا • ومن العسير تفسير هذه النتائج على أي من الأسس • وفوق ذلك لا تؤثر أشعة ما تحت الأحمر في جميع طرز الخلايا. ففي الترادسكانتيا تتأثر كروموسومات الأبواغ الصغارة بكل سهولة • أما حبوب اللقاح الجافة فلا تتأثر كروموسوماتها اطلاقا وتستجيب قليلا خلايا الأطراف الجنرية اذا أعقب المعاملة بأشعة ما تحت الأحمر مباشرة المعاملة بأشعة -X ، ولكن لا تظهر أية استجابه اذا تخللت فترة من الوقت بين المعاملة بالاشعاعين • وهناك بعض الدلائل على أن وقوع انقسام خلوى بين المعاملة بأشعة ما تحت الأحمر والمعاملة بأشعة -X يبحو تأثير أشعة ما تحت الأحمر وهي حالة لا يمكن اختبارها تماماً في الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا •

ويمكن مبدئيا أن نفرض أن تأثير أشعة ما تحت الأحمر على الكروموسومات كان في طبيعة ظاهرة تسخين عام ، غير أنه قد أجريت تجارب وافيــــة لبيان أن ارتفاع درجة الحرارة الناتج من التعريض لأشعة ما تحت الاحمر لا يفسر النتائج المساهدة ، غير أن لعرجة الحرارة تأثيرا مؤكدا على الناتج النهائي للنغيرات المستحدثة بأشعة - X ، حيث ان درجات الحرارة المنخفضة أثناء التعريض لأشعة - X تزيـد من معدل التغيرات (ساكس وانزمان الموس الدلائل على أن الاقتضابات الكروماتيدية غير حساسة لعرجة الحرارة بعض الدلائل على أن الاقتضابات الكروماتيدية غير حساسة لعرجة الحرارة على عملية الرجوع الى الحالة العادية أي ان الالتحام الارتدادي يجرى بمعــدل أسرع عند درجات الحرارة المرتفعة ، ولهذا لا يبقى الا عدد قليل من الانفصامات يمكن أن تشترك في انتاج التبادلات والاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين

الشقيقتين والى حد ما قد تكون هذه هي الحال ، ولكن جزءا من الزيادة في معدل التغيرات عند درجات الحرارة المنخفضة ينشأ من المعدل الأكسجيني الذي يكون أعلى عند الدرجات المنخفضة منه عند الدرجات العالية من الحرارة وقد تبين أن الأكسجيني يلعب دورا هاما في انتاج التغيرات (انظر ما يلى) وهناك دليل آخر على أن الحرارة تلعب دورا يتبين من الحقيقة في أنه عند وجود الأكسجين ، يكون نأتج التغيرات عاليا عند درجة الحرارة صفر * منوية ومنخفضا عند درجة الحرارة ٥٤٠ مئوية ولكن العكس يحدث عند استبدال الأكسجين بالهليوم (جايلز ١٩٥٤) * فتأثير الحرارة ، اذا ,ليس واضحا تماما , وقد يكون أيضا أن كلا من الالتحام الارتدادي والانفصام يتأثر بالحرارة لا سيما وأن المعاملة بالحرارة قبل أو بعد التشعيم ذات تأثير قليل نسبيا *

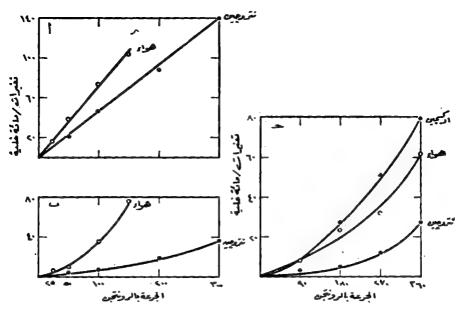
وخطا توداى وريد (١٩٤٧) خطوة واسعة نحو فهم ميكانيكية فعسل الاشعاعات المؤينة ، فقد بينا أن التغيرات الكروموسسومية منخفضة كثيرا عند اجراء تعريض الحلايا تحت ظروف الافتقار الى الاكسجين وقد أمكن عمليا بيان أن وجود أو غياب الاكسجين هو المسئول عن تحديد حساسية الكروموسومات للاشعاعات المؤينة من الحقيقة بأنه من المكن للايدروجين أو الأرجون أو الهليوم الحلول محل الاكسجين وكان الناتج النهائي من التغيرات واحدا تقريبا و وفوق ذلك ، فانه لابد من وجود الاكسجين أثنساه التعريض ليكون فعالا فقد كان التغيير في المعدل الاكسجيني ، قبل أو بعد التشعيع ، عديم التأثير على الخلايا المشععة واتسعت هذه الكشوف حتى شملت الطرز الأخرى من أضرار الاشعاع ، أي معدلات الانقسام الميتوذي ولزوجة الكروموسومات والحالات المبيئة وتفكيك بلمرة الأحماض النووية ومن الواضح وجونستون الانتقار الاكسجين وسيلة فعالة جدا في تقليل أضرار الاشعاع (سوانسون وجونستون 190) و

ويبين الشكل ١٠ ـ ١٤ علاقة معدل الأكسجين الى نسبة التغيرات ، وواضح جدا استواء الخط البيانى بعد وصول المعدل الأكسجينى الى ما يوازى معدله فى الهسواء (٢١٪) لم يتحقق بعدها الا زيادة ضئيلة فى معسدل التغيرات وتتفق العلاقات المبينة فى شكل ١٠ ـ ١٥ مع كل من تغيرات الاصابة الواحة والاصابتين عند تغير الجرعة ٠ وفى حالة اتخاذ التبادلات الكروموسومية (الانتقالات التبادلية) فى الترادسكانتيا كمقياس للتأثير ، نحصل على معامل للخفض حوالى ٥٠٥ تحت ظروف الافتقار الى الاكسجين نحصل على معامل للخفض حوالى ٥٠٥ تحت ظروف الافتقار الى الاكسجين



شكل ١٠ ـ ١٤ : العلاقة بين النسبة المثوية للاكسجين أثناء التعريض الأشعة محمد معدل حدوث التبادلات الكروموسومية في الابواغ الصغيرة للترادسكانتيا ٠ الجرعة ٤٠٠ رونتجن بعدل ٥٠ رونتجن في الدقيقة ٠

اذا قورن بالتعريض في الهواء عند استعمال ٢٥٠ كيلو فولت ذروة الموجة وقد وجد نفس معامل الخفض هذا للظواهر الأخرى المستحدثة بالاشعاعات طالما يظل نوع الاشعاع واحدا ٠ غير أنه عند دراسة التغيرات الكروماتيدية وجد أن معامل الخفض (الذي يمكن أن يعبر عنه للسهولة بالنسبة التأثير في الهواء النيتروجين) كان ٥٦٠ في الاقتضابات بالنسبة التأثير في النيتروجين النيتروجين النيتروجين عنه كان حوالي عرا فقط للاقتضابات الكروماتيدية (رايلي و جايلز و بيتي ١٩٥٢) ٠ وقد درس هدذا الموضوع آكثر من ذلك والمصروف الآن أن النسسبة الهواء تختلف أيضا معاختلاف المرحلة في الانقسام المشعم (جدول ١٩٠٠) ومكذا يمكن استخلاص أننا نتوقع بين طرز التغيرات المختلفة عوامل خفض متباينة ، وأن أية نظرية فرضية تحاول تفسير هذه التأثيرات يجب أن تكون مرنة بحيث تعلل هذه التباينات في عامل الخفض ٠



شكل ١٠ ــ ١٥ : العلاقة بين معدل التغيرات في الأبواغ الصغيرة للترادسكانتيا وبين جرعات أشعة - X عند اجرائها في جو من العواء أو جو من النتروجين ٠ (أ) اقتضابات كروماتيدية ٠ (ب) اقتضابات متماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين (ج) تبادلات كروموسومية ٠

وقد أصبحت هذه النقطة ذات أهمية خاصة في الموضوع منذ أن تبينان الهواء الهواء التغيرات ترتبط ارتباطا وثيقا مع نوع الاشعاع المستخدم النيتروجين

کانتیا)	۱۰ ـ ۷ ات الكروماتيدية فى الترادس بن سوانســــون وشوارتز	الهواء النيتروجين رحلة الانقسام (ا	تباين النسبة مع تغير ه
	۱۵۰ رونتجن	الجرعة ==	
(نسبة (الهواء / النيتروجين	ساعات	عدد ال
التبادلات	الاقتضابات المتماثلة	الاقتضايات	بعد التشعيم
	للكروماتيدتين الشقيقتين	الكروماتيدية	
9ر۲	۸ د ۲	۱ر۱	٨
٤ر٢	٦٠٦	ادا	١٢
٠ر٢	۳۲۲	۱٫۰	4.5

فتأثير الافتقاد الى الاكسجين يقل كثيرا عند استعمال أشعة الفا بدلا من اشعة -X (Teles) وريد 1989) في حين أن النيوترونات Teles وسطية (Teles) و دايل 1907) ولذلك فان كثافة الايونات التي يحدثها الاشعاع هي التي تحدد مقدار Teles الأكسجين فيزداد Teles الاكسجين كنما قلت كثافة التأين (Teles) وقد Teles الأكسجين واضع هذا التأثير لنوع الاشهاع عندما درست التغيرات الكروماتيدية وكانت الاشعاعات المستخدمة هي أشعة Teles الاشعاعات الميكرون الواحد من طول المسار مع انتقالنا و Teles و Teles المنافة التأين للاشعاعات للميكرون الواحد من طول المسار مع انتقالنا من أشعة جاما الى أشعة Teles Teles وفي النيتروجين ينخفض المتحابات الكروماتيدية تتخذ اتجاما عكسيا وفي النيتروجين ينخفض الطرازان الأوليان من التغيرات بدرجة كبيرة و ولكن تعدل نسب الهواه المينا على أن التبادلات Teles ولكن تعدل نسب الهواه على أن التبادلات Teles ولكن تعدل نسب الهواه على أن التبادلات تغلهر أعظم خفض مع أشعة جاما بينما Teles

جدول ۱۰ ـ ۸

النسب المتوية للخفض في مجموع الانفصامات الكروماتياية في الترادسكانتيا نتيجة للتعريض لاشعاعات مختلفة في غياب الأكسجين (من موانسون ١٩٥٥)

الاشكاع

النسبة المثوية للخفض

25		
٥٩		اشمة جاما من كوبلت ٦٠
*(0A) £A	۔ 2 مم تحاس	اشعة -X ، ۲۰۰ Kvp
24	ـ ١ مم ألومنيوم	اشعة - X اشعة
٣٦	۔ غیر مرشعة	انسعة -X ، ٥٠ (Kvp
*44		نيوترونات
صفر*		جسيمات ألفا

^{*} البيانات التي فوقها نجمة من رايلي و بيتي (١٩٥٢) ومن جايلز و بيتي و رايلي (١٩٥٢) ٠ /

جدول ۱۰ ـ ۹

معدل التغيرات الكروماتيدية المستحدثة في الهوا، وفي النيتروجين بوسماطة أشعة جاما وأشعمة -X في الترادسمكانتيا (من سوانسون ١٩٥٥) الجرعة = ١٥٠ رونتجن

٦,	رات فی کل مأثة خلی	التغير	الجــو	الاشعاع
التبادلات	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	الاقتضابات الكروماتيدية .		
۳ر۳۰	۲ر۶۶	۳ر۶۹	الهواء	اشعة -X
۱۰۰۹	۰ره۱	۲ر۹۹	النيتروجين	:« kvp
۱۲۱	۲ره	وجی <i>ن</i> ۵۰ر۰	نسبة الهواء/النيتر	غير مرشـــحة
٥٠٠٣	٥ر٢٢	۲۳۰	الهواء	أشعة -X
٣٠٧	•ر١٤	۳ر۷۹	النيتروجين	kvp ۱۰۰
٠٠٢	٩ ر٣	رجی <i>ن</i> ۸۳ر۰	نسبة الهواء/النيترو	امم الومنيوم
۰ر۲۸	۶٤۶۰	۷۸٫۰	الهواه	اشعة -X
۱۰۰	۲ر۲۱	۵ر۳۳	النيتروجين	* 40
۳ر۲	۷ر۲	بین ۲۵ر۱	نسبة الهواه/النيترو	4مم نحاس
۰ر۲۳	۴۲٫۰		الهواء	أشعة جاما
۰ره	۱٤٫۰		النيتروجين	۱را ــ ۱٫۳
۳ر۲	۳ر۲		نسبة الهواء/النيتر	MeV

الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين أعظم خفض مع أشعة X-

في الاقتضابات الكروماتيدية توازى في اتجاهها النسب التي تعطيها التبادلات، غير أنها مع أشعة X الخفيفة (00 و 00) قد تزيد بدلا من أن تنقص 0 وانه ليبدو أن الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين والتبادلات تتحول إلى اقتضابات كروماتيدية ، ربما عن طريق عملية ترميم

جزئى أو التحام ارتدادى وبذلك تعوض الخفض الناتج عاديا من التشعيع تحت أروف الافتقار الى الأكسجين أو قد يتعدى الأمر مجرد التعويض •

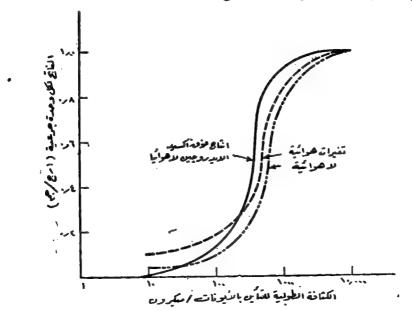
ويمكن أن يؤثر الأكسجين على الناتج النهائي من التغيرات المستحدثة باحدى ثلاث طرق (جايلز ١٩٥٥ ، ١٩٥٥) : (١) عن طريق تحدد معدل الانفصامات • وهذا بدوره يحدد معدل التغيرات ، و (٢) عن طريق تعديل الأيض في الخلية بشكل ما بحيث يؤثر في حساسية الكروموسومات للاشعاعات و (٣) عن طريق تشجيع الالتحامات الجديدة ، التي تؤدى الى التغيرات ، على حساب الالتحامات الارتدادية ، التي تستعيد الحالة الاصلية للكروموسومات •

وتدعم بقوة دراسات في الدروسوفلا الاحتمال الثالث الذي أفترضه شوارتز (۱۹۵۲) ، حيث وجد أن فقد كروموسومات - 🗶 الحلقية ، كسا يدل على ذلك اختلال النسب الجنسية , لا يعرض أي تأثير للأكسجين , مم أننا كنا نتوقع تأثيرا واضحا له اذا كان المعدل الأكسجيني يحكم انفصام الحلقة (بيكر و فون هال ١٩٥٥) • ويأتي تعضيه الاحتمال الثاني من تغير حساسية الكروموسومات للاشعاعات أثناء الدورة الخلوية , بينما ظهر أن الجمع بين كل من أول أكسيد الكربون وثاني أكسيد الكربون مع الهسواء يؤدى الى زيادة معدل التغيرات (كنج وشنيدرمان وساكسي ١٩٥١ ، كنج وشنيدرمان ١٩٥٢ ، شنيدرمان وكنج ١٩٥٣) • والكيفية التي يعمل بهـ ثانى أكسيد الكربون كعامل مساعد للأكسجين الموجود في الهواء لا تزال لغزا يحتاج الى تفسير • أما عن أول أكسيد الكربون فهو سم لاكسيداز السيتوكروم وتعطيل هذا الانزيم فقد ينبه البروتينات الفلافية الى درجة أكبر من النشاط كأكسيدازات طرفية وهكذا تؤدى الى تكوين فوق أكسيد الايدروجين بدرجة أكبر • ويمكن للأكسجين وحده أحداث نفس النوع والمقدار من الضرر الذي يلحقه الاشعاع من حيث انتاج التغيرات (كونجر وفيرتشيلد ١٩٥١) ، وتشير حقيقة أن السيانيد يمنم هذا التأثير مرة ثانية الى احتمال وجود دور يلعبه اكسيداز طرفي لم يعرف بعد ٠

وهذه الاحتمالات الثلاثة ليست متنافية الوقوع وقد تشترك جميعا في اساس للتأثير عن طريق الدور المحتمل لثانى آكسيد الايدروجين في انتاج الانفصامات الكروموسومية • ويبدو أن البيانات السابقة , باحتمال استثناء

المعلومات الخاصة بالكروموسومات الحلقية ـ تتفق الى درجة كبيرة مع النظرية الفرضية في أن المعدل الأكسجيني , عند تحديده لمعدل التغيرات , يقوم بذلك عن طريق تعديل معدلات الانفصامات (جايلز ١٩٥٤ ، سوانسون ١٩٥٥ ، جراى ١٩٥٣ ب) • ولكن تبين بجلاء دراسات وولف , التي سنبحثها فيما بعد أن كلا من عمليتي الانفصام واعادة الالتحام تعتمدان على الاكسجين • ومن المعتقد أن انحلال الماء بالاشعاعات , وما يلي ذلك من تكوين يدبام في الكروموسوم أو في الجيرة المباشرة له , مسئول عن جزء من انفصامات الكروموسومات بالاشعاعات المؤينة , وربما أن الجزء الآخر ينتج من التأين المباشر ولا يتأثر بالمعدن الأكسجيني •

ولهذا يحق لنا أن نتكلم عن تأثيرات الاشعاع و المباشرة » وغير وغير المباشرة » ويمكن وقوع التأثيرات المباشرة في حالة الافتقار التأم الى الأكسجين وللآن لا يوجد عامل للوقاية مطلق في حمايته كما أنه ليس من المحتمل العثور على مثل هذا العامل • أما التأثيرات غير المباشرة التي تنشأ من نواتج تحلل الماه المسعع فهي تبعد خطوة كيميائية واحدة على الأقل من الانفصام الكروموسومي وفي الغالب عند تعرض الماه للاشعاع يتأين الى الشقين ا يد ، يد ، ويؤدي



شكل ١٠ ــ ١٦ : العلاقة بين كثافة ايونات الاشماع وبين انتاج يدرار في محلولات مائية وبين معدل حدوث التغيرات الكروموسومية ٠

تفاعل هذين الشقين الواحد منهما مع الآخر ومع الغازات الذائية الى تكوين عد اب أو يدب اب وكلاهما شديد التفاعل مع غالبية الجزيئات العضبوية ويتصل تكوينهما مباشرة بالمعدل الاكسجيني عند استخدام أشعة الما ويتصل تكوينهما مباشرة بالمعدل الاكسجيني عند استخدام أشعة الما كثيفتي التأين فان تكوينهما يكون غالبا مستقلا عن المعدل الأكسجيني ويتوازى عن قرب معدل تكوين فوق أكسيد الايدروجين ، ويؤخذ كدالة للكثافة الطولية للتأين ، مع معدل تكوين التغيرات (شكل ١٠ – ١٦) ولهذا السبب فان علاقة مقدار التأثير الاكسجيني مع نوع الاشعاع تصبح ذات معنى مفهوم تماما عند نظره في ضوء كيمياء الاشعاعات وتتفق أيضا الحقيقة في أن المسدل الاكسجيني أثناء وقت التعريض وليس قبله أو بعده ، مع النظرية الفرضية بأن الاكسجيني أثناء وقت التعريض وليس قبله أو بعده ، مع النظرية الفرضية بأن الاكسجيني أثناء وقت التعريض وليس قبله أو بعده ، مع النظرية الفرضية بأن الاكسجين جزء من نظام تفاعلي يحدد معدل الانفصام و

والتفاعلات الكيميائية الرئيسية في الماء المشمع تكون كالآتي :

	مد	+ ۲۰ مبر	المها الم
		ــــــــــــــــــــــــــــــــــــــ	جدوا
(1)		٧١ عي	يد + اې
(٢)	۲1	+ با بدب <u> </u>	یم ته الم
(٣)		٠١٧ عد	به + يد اب

وتقع تفاعلات أخرى تميل الى تحليل يدبها بالى يدبها ، وكذلك الى المتخلص من يد ا ، ولكن التفاعلات الثلاثة الموضحة عاليه تدل على أن اله ويد به مهمان لتكوين يدبه ا بالفروض أنهما المادتان الفعالتان وقدامكن بيان أحمية يد فى التفاعل رقم ٣ لتكوين يد به با فى الماه (ابرت ١٩٥٥) عير أننا مازلنا فى حاجة الى تحديد علاقة مماثلة مع انفصام الكروموسومات ولا تعرف للآن الخطوات الكيميائية المباشرة التى تهاجم بها هاتان المادتان المعالتان الكروموسوم وتحدث به الانفصام ولكن الدور الذى يلعبه ا با فى التأثير غير المباشر للاشعاعات أمر مقطوع به تماما .

انفصام الكروموسومات بوساطة المواد الكيميائية

وقبل معاولة تنسيق بيانات الاشعاع في نظام نموذجي يربط الأحداث

الفيزيائية والكيميائية الاسعاعية بانفصام واعادة التحام الكروموسومات ، يجدر بنا أن نبحث ، عن طريق المقارنة ، تأثيرات المطفرات الكيميائية على انتاج التغيرات • وتشير الادلة الى أن الاسعاعات ليست نوعية في تأثيرها على الانفصام حيث تكون نقط الانفصام موزعة عشوائيا بين الكروموسومات وعلى مدى طول ذراعي كل منها • أما عن التوزيع غير العشوائي للالتحسامات فهو ، من ناحية أخرى ، ينتج من التوزيع غير العشوائي للالتحسامات الارتدادية والالتحامات الجديدة • ومنذ اكتشاف امكان المواد الكيميائية أن تحدث التغيرات (يوريثين ، أولكرز ١٩٤٣ ، ١٩٥٣) ، وغاز الحردلومشتقاته ، (أورباخ وروبسون ١٩٤٧ ، أورباخ ١٩٥١) والامل معقود على العثور على مواد كيميائية ذات مفعول نوعي محدد يمكنها احداث طفرات أو تغيرات معينة ، وبذلك يتيسر الحصول على معلومات عن التركيب البنائي للجين والكروموسوم لم نكن لنستطيع الحصول عليها بالطرق العادية المالوفة •

ورغم اكتشاف أن سلسلة طويلة من المواد الكيميائية لها تأثيرات على الكروموسومات فان هذا الامل لم يتحقق ، فالمواد الكيميائية الفعالة لاتنتمى الى أي طراز معين ، والمفروض أن فعلها متنوع كتنوع تركيبها ، فالبعض منها مثل الكولشسين ، من سموم الانقسام الميتوزى ، فتحدث عرقلة عامةللانقسام الميتوزي أو اتلافا للمغزل • والبعض الاخر ، مثل أنواع الخردل والداي ابوكسيدات وبعض مشتقات البيورين , شبيهة بالاشعاعات من حيث ان تأثيراتها تماثل التأثيرات التي تحدثها الاشماعات المؤينة • غير أن البعض يحدث لزوجة دون انفصام والبعض يحدث انفصاما دون لزوجة والبعض يحدث كلتا الظاهرتين (داماتو ١٩٥٠ ، ليفان ١٩٥١ ، كيلمان ١٩٥٢، ١٩٥١ أ ، ب) ولم يمكن للآن ربط تباين مفعولها مع تركيبها أو تفاعلها الكيميائي • غير أن درجة نفاذها لها بالطبع أهمية عظمي • وكما بين كيلمان تقع البيورينات في فنتسين : القابلة للذوبان في الليبويسدات والقابله للذوبان في الماء فللأولى تأثير على كروموسومات الحلايا في دور الراحة حيث يمكنها النفوذ من الغشاء النووي , أما الثانية فقد لا تتمكن ، اذا كانت فعالة من أن تهاجم الكروموسومات الا بعد انحلال الغشاء النووي في أواخر الدور التمهيدي ٠ ونتيجة لذلك فان أوقات تأثيرها الفعال قد يختلف •

ويقتضى موضوع نفوذ المطفرات الكيميائية استنباط طرق فنية للتعريض . ففي الدروسوفلا ، يجب أن يصل المطفر الى الحلايا التي

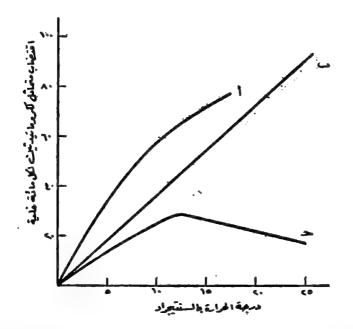
تتولد منها ، وقد استنبطت طرق فنية للتفذية أو للحقن أو للتعريض للفازات (مثلا غاز الخردل) • أما في النباتات ، فان أصلح الطرق لتحقيق هسفه الفرض هو استخدام خلايا الأطراف الجنرية وكان كل من الآليوم والفيشيا أكثر النباتات شيوعا في الاستعمال لهذا الفرض (ليفان ١٩٥١) •

وعل الرغم من أن عددا كبرا من المواد الكيميائية المتباينة ، التي تختلف كثيرا في تركيبها وتفاعلها ، لها القدرة على احداث تغيرات ، فاننا سنوجه الاهتمام فقط الى المواد التي درست في استفاضة ، وهي مختلف غازات الحسردل ومشتقاتها (يد نه) ، وواحسد من ثنائي الابوكسيد وهسو ثنائي (٣ : ٣ ـ أبوكسي بروبيل) الأثير (DEPE) ، و ٨ ـ ايثوكسي كافيين (EOC) ، ومضاد الاوكزين ، هيدرا زايد الماليك (MH) • والي الآن ، ليس من المكن القول كيف يمكن لأية من هذه المواد الكيميائية أن تؤثر على الكروماتين بحيث يؤدى ذلك الى استحداث التغيرات ، ولكنه من الواضع أنها في نفس الوقت الذي تختلف فيه كل منها عن الأخرى من حيث المفعول ، فأنها جميعا تختلف في عملها عن الاشعاعات المؤينة أو الكيموضوئية • ويعتبر MH أشد شبها كيميائيا الى EOC منه الى أى من DEPE أو يد ن، • كما يعتبر كلا MH و EOC من المركبات غير النشيطة نسبيا تفاعليا ، في حين أن DEPE ويد ن، يتميزان بنشاط تفاعلي مرتفع مم أي جزيء عضوى تقريباً • ومن المكن عزو التأثير المطفـــر لكل من MH و EOC الى الحقيقة في أن كليهما يتمتع بتشابه تركيبي معقواعد الحامض النووى : فالمركب EOC مشتق بيوريني في حين أن MH شبيه تركيبي للبيراميدين , يوراسيل · ومن بين هذه الطفرات , MH هو الوحيد الذي يتمتع بخواص حامضية ظاهرة • وينعكس هذا في الاعتماد الشديد الذي يظهره هذا المركب في فاعليته على الأس الايدروجيني pH فهمو مطفر قوى عند pH هر٤ ولكنه غير فعال نسبيا عند pH ٠ر٧ أو آكثر (كيلمان ١٩٥٦) مما يشير الى أن الصورة غير المؤينة من الجزيء آكثر سهولة في نفوذها من الصورة المؤينة ٠

وعلى الرغم من تشابههما فى التركيب فان التأثير المطفر للمركب MH وتظهر كل DEPE وتظهر وتظهر EOC وتظهر التغيرات المستحدثة من المواد MH ويد ن، و DEPE بعد فترة تتراوح من ٨ الى ١٢ ساعة من التعريض مما يدل على أن وقت التفاعل ، على

الأقل في الأطراف الجنوية للغيشيا ، هو النور البيني المبكر (ريفل ١٩٥٣ وماكليش ١٩٥٣) • أما المستحدثة من EOC فتظهر بعد ساعتين من المعاملة مما يدل على أن عملها يجرى في الدور البيني المتأخر أو في أوائل الدور التمهيدي (كيلمان ١٩٥٥) • وعلاقة الفاعلية بالحرارة تتبع طابعا ماثلا • فزيادة درجة الحرارة أثناء فترة التعريض تزيد من فاعلية المواد MH مماثلا • فزيادة درجة الحرارة أثناء فترة التعريض تزيد من فاعلية المواد ويد نه و EOC آما DEPE من ناحية أخرى ، فيصل الى ذروة للفاعلية عند ١٢ منوية وتتناقص فاعليته مع تزايد أو تناقص الحرارة عن نفذ الدرجة (شكل ١٠ - ١٧) •

ومن ناحية أخرى فان فاعلية EOC و MH تتأثر كثيرا نتيجة لتخفيض تركيز الاكسجين أثناء التعريض ولكن لا تتأثر فاعلية DEPE من ذلك (جدول ١٠ ـ ١٠) في حين كان لكل من المعاملة السابقة واللاحقة بعادة لادع ـ داى نيتروفينول (DNP) , وهو عامل يفصل عملية الفسفرة من دورة التنفس , تأثير متباين (جدول ١٠ ـ ١١) • ومن العسير تفسير



شكل ١٠ ـ ١٧ : علاقة درجة الحرارة بانتاج الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين في خلايا الأطراف الجذرية للفيشيا بالكيماويات ميدرازيد الماليك (ب) ثنائي (٢ : ٣ ابوكسي بزوبيل) الاثير (ج) ٨ ـ ايثوكس كافيين •

هذه النتائج فيما يتعلق بمسلك تفاعل المطفر الكيميائى ، ولكنها تشير الى أن الفسفرة المؤكسدة تتصل على نحو ما بطريقة تفاعلها ، وتؤكد فى نفس الوقت أن كل مطفر له طابعه الخاص فى العمل •

جدول ۱۰ - ۱۰ التغيرات الكروماتيدية المستحدثة فى خلايا الأطراف الجدرية للفيشيا بوساطة المطفرات الكيميائية فى وجود الأكسجين (الهواء) وفى غيابه (نيتروجين) (كيلمان ١٩٥٦) ٠

خلية	التغيرات في كل مائة	فترة العودة للحــالة		
التبادلات	الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين	الطبيعيـــة بالساعات	الجــو	المطفر
٥ر٤ <i>٩</i> ٨ر٢	۵ر۱۲ ۸ر۱	ەرە ەرە	هــواء نيتروجين	EOC
۰ر۱۷ ۸ر۰	Fc1V Fc7	19	هـــواه نيتروجين	
۸ر۲۲ ۸ر۲	۸د۶۶ ۳د۱۸	37	هــواء نيتروجين	МН
٥ر١١ ٥ر٣	۰ر۳۰ ۲۹۰	£ A £ A	هــواء نيتروجين	
٥ر٧ ٠ر٧٧	££,. ££,.	7 £	هــواء نيتروجين	DEPE
٥ر٣٢ •ر١٩	۰ر۶۰ ۰ر۸۲	£A £A	هــواء نيتروجين	

جدول ۱۰ ـ ۱۱

التغيرات الكروماتيدية المستحدثة في الأطراف الجسلرية للفيشسية بوساطة المطفرات الكيميائية مع معاملة سابقة أو لاحقة بالمادة ٢ر٤ ـ داى نيتروفينول (DNP) (كيلمان ١٩٥٦)

	التغيرات في كل الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشـــقيقتين	فترة العودة_ للحــالة الطبيعية	الماملة بالمادة DNP	المطفر
۱٫۰ ۰٫۰ ۹٫۰ ۲٫۰	٥ر٣٩ ٢ر١ ٠ر٥٤ ٠ر٢٤	77 77 72 72	 سابق لاحق	EOC
۱۳۶۰ ۲۷۰ ۱۳۶۰ ۲۰۶ ۱۳۶۰ ۱۳۶۰	۰ره۲ ۱۲٫۰ ۲۲٫۰ ۱۵٫۰ ۱۷۶ ۲۸۶ ۲۸۶۰	72 72 72 72 2A 2A 2A	سابق لاحق سابق لاحق	мн
رر۳ ۰ر۲ ۰ر۲ ۰ر۲ ۰ر۰۶ ۲۱٫۰	۳۰۰۰ ۱۳۶۰ ۲۳۶۰ ۲۰۳۶ ۱۰۳۰ ۲۷۰۰	7 £ 7 £ 7 £ 7 £ 2 Å 2 Å 2 Å	سابق لاحق سابق سابق لاحق	DEPE

وتتأكد الاختلافات بينها اذا بحثنا نوعية كل منها من حيث مواضع عملها الذي يؤدي الى توزيع غير عشوائي للتغيرات (جدول ١٠ ــ ١٢) ٠ وقد فرضنا في حالة الاشعاعات المؤينة أن توزيع الانفصال في الكروموسومات يكون عشوائيا فيما يتعلق بكروموسومات معينة أو مناطق معينة من الاذرع الكروموسومية ، وفرضنا فوق ذلك أن التوزيع غيسسر العشوائي للتغيرات هو نتيجة توزيع غير عشوائي للالتحامات الارتدادية والالتحامات الجديدة • أما في حالة المطفرات الكيميائية فيظهر في جلاء واضح أن توزيع التغيرات غير عشوائي ويدل على أن هناك مراكز في الكروموسومات تهاجمها المواد الكيميائية تفضيليا • ويظهر هذا بكل جلاء عندما يكون التركيز الفعال للمطفر منخفضا • حيث ان استعمال فائض من المطفر يميل الى اخفاء عدم العشوائية • وفي خلايا الأطراف الجذرية في الفیشیا , تحدث کل من مادتی ید ن، و DEPE ترکیزا کثیفا منالتغیرات في مناطق حتروكروماتينية في منتصف الأذرع الطويلة للكروموسومات القصيرة (فورد ١٩٤٩ ، لوفليس وريفل ١٩٤٩ ، لوفليس ١٩٥٣ ، ريفل ١٩٥٣ ، ١٩٥٥) · ويتحد أيضا وقوع التغيرات المستحدثة بالمادة MH في الهتروكروماتين ، ولكن في هذه الحالة تشمل التغيرات كتلتين من الهتروكروماتين تقعان على جانبي سنترومير الكروموسوم الطويل اللذي يحمل التابع (دارلنجتون وماكليش ١٩٥١ ، ماكليش ١٩٥٣) • فمن بين ٢٠٢ تغير مستحدث بالمادة MH كان ١٩٤ منها واقعا في واحدة أو الأخرى من هاتين المنطقتين · في حين أن مادة EOC انحصر تأثيرها الرئيسي في نفس الكروموسوم ولكن في هذه الحالة شمل الجزء الاكبر من التغيرات عشوائية التغيرات المستحدثة بالمواد الكيميائية تتوقف جزئيا على تركيز المطفر ، كما تتوقف أيضا على الوقت الذي يمضى بعد التعريض (جدول ١٠ ـ ١٢) حيث تكون في أوج ظهورها بعد ٢٢ الي ٢٤ ساعة من التعريض ختكون أعلى من أى وقت سابق أو لاحق لهذه الفترة

وكثيرا ماقدم الاقتراح بأن المواد الكيميائية والاشعاءات المؤينة تحدث الانفصامات في كروموسومات الدور البيني لأنها تتداخل مع عملية تخليق الحامض النووى وليس هناك دليل حاسم يثبت أو ينفى هذه الفكرة, ولكن تباين أوقات ومواضع عمل المطفرات الكيميائية ، وقدرة الاستعاعات

جنول ۱۰ ـ ۱۲

توزيع الاقتضابات المتماثلة للكروماتيدتين الشقيقتين فيخلاياالاطراف الجدرية للفيشيا بعد التعريض للمطفرات الكيميائية • (كيلمان ١٩٥٦)

<u>.</u>	, مائة خلية	التغيرات في كل	l		
ما عدا ذلك	الهتروكروماتين الوسطى فى الكروموسسوم القصسيرة	حتروكروماتين مىنتروميـــر الكروموســـوم الطــــويل	الاختناق النويى للكروموسوم الطويل	ترة النقاهة مد التعريض	المطفر ب
ەر ھ	۰ر۱	ەر ٠	٥ر٢٣	77	EOC
1.,.	٠٠٢	٠ر٥٤	مىقر	72	MH
۰ر۳	٠٠٢	۰۰۰۱	صفر	٤A	
٠د ١٢	۰د۲۲	۰ر۳	مىقر	7 2	DEPE
۰ره۲	۰ره۱	•رع	٠٠١	٤٨	

المؤينة يدلان على فصم الكروموسومات في جميع مراحل الانقسام الخلوى و وتباين الفاعلية للمطفرات والاشعاعات تحت ظروف افتقار الاكسجين وفي وجود كابتات لعمليات الأيض التأكسدية ، على أنه لا يمكن أن يفسر اضطراب مستحدث لتخليق الحامض النووى كل هذه المعدلات التي صادفناها و وكما منبحثه في الجزء القادم ، انه ليبدو أن مهاجمة الكروموسوم ممكنة عن طريق مسالك مختلفة ، غير أنه من المحتمل أن يكون للمطفرات الكيميائيسسة والاشعاعات مسلك أيضي مشترك يحدد ، جزئيا على الأقل ، درجة الضررالذي يلحق بالكروموسومات المعرضة ،

الكيفية التي تستحدث بها التغيرات الكروموسومية

لا يمكننا ، للآن ، أن نقرر في ثقة كيفية استحداث الاشسسماعات أو المطفرات الكيميائية للتغيرات في الكروموسومات ، ولكن الشكل ١٠ سـ ١٨

معاولة لتصوير الآراء الحالية عن التفاعلات على المستويات الكروموسومية والفيزيائية الكيميائية داخل النواة ، أثناء وبعد التعريض للعوامل المطفرة ، ومع أن الخطوات الرئيسية التي بيناها معروفة ببعض من الثقة الا أثه يبدو أن الاحتمال متكافىء في أن تصبح سلسلة الاحداث أكثر تعقيدا اذا ما أجريت تجارب أكثر احكاما ،

والقسمان الرئيسيان من الأحداث ، على المستوى الكروموسومي ، هما « الانفصام » و « اعادة الالتحام » • ولكن الظاهر أن كلا منهما قابل للتجزئة فبالنسبة لقسم احداث الانفصام فأنه من غير المحتمل أن تكون جميسم الانفصامات تتألف من كروماتيدات أو كروموسومات تامة الانفصام • وعلى الرغم من تعذر تقدير كل منهما ، فإن الرأى بوجود انفصامات كامنة يمكن التمييز بينها وبين الانفصامات الواقعية (توداى ١٩٥٣) يرجع اكتساب الاعتقاد به الى دراسات الجمع بين معاملتي أشعة -Xوأشعة ما تحت الأحمر في الترادسكانتيا (سوانسون ويوست ١٩٥١) وكذلك من العراسسات الوراثية التي أجريت في الدروسوفلا بغاز الخردل (أورباخ ١٩٥١) •وفيما يتصل بالاشعاعات فانه من المحتمل أن تكون كثافة التأين الطولية هي العامل الرئيسي الذي يحدد طيف الضرر الكروموسومي (كيربي - سميثودانيالن ١٩٥٣ ، سوانسون ١٩٥٥) أي أنه كلما زادت كثافة التأين الطولى زادت الانفصامات الواقعية بالنسبة الى الانفصامات الكامنة • ويبدو أنه من المحتمل بالرغم من صعوبة الاثبات ، أن مستوى الأكسجين في الخلية قد يكون أيضا عاملا يسهم في تحويل الانفصامات الكامنة الى انفصامات واقعية لها القدرة على تكوين تغيرات مرثية •

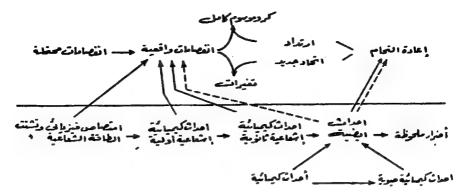
أما بالنسبة لنظام اعادة الالتحام فيمكن تقسيمه الى « الالتحامات الارتدادية » و « الالتحامات الجديدة » و هما عمليتان تتنافسان فى التخلص من الأطراف الكروموسومية المفصومة فى النواة ° ويجرى الالتحام الارتدادى بالأغلبية العظمى من الانفصامات حيث قد قدر « لى » (١٩٥٥) أن العشر منها فقط يحقق تكوين تغيرات مرثية يمكن كشفها ° ولكنا للآن ، لسنا واثقين مما اذا كان الالتحام الارتدادى يتضمن ترميم الانفصامات الكامنة أو اعادة التحام انفصامات وقعية (مفتوحة) أو كليهما °

عل أن حقيقة أنه يمكن فعلا فصل عملية الالتحام عن عملية الانفصام

لهى اكثر أهبية لكى تتفهم الأحداث المتضمنة • قمنذ وقت طويل ونحن نعرف أن التحام الأطراف المفصومة فى الدروسوفلا ، يتأخر كثيرا حتى يدخل الاسبرم البيضة ويتم أثناه الاخصاب • وفى الترادسكانتيا ، تبقى الانفصامات الكروماتيدية مفتوحة لفترة أربع أو خمس دقائق فى المتوسط ، بينما قد تبقى الانفصامات الكروموسومية متوافرة للالتحامات الجديدة لفترة تصل الى الساعة (ساكس وكنج ولويبولد ١٩٥٥) • وفى خلايا الأطراف الجذرية فى الفيشيا ، يمكن فصل نظام اعادة الالتحام من الانفصام واجراه التجارب على ذلك (وولف وأتوود ١٩٥٤ ، وولف ولويبولد ١٩٥٥) وقد أمكن بيان أن عملية الالتحام حدث يتطلب طاقة وأنه يمكن تأخيرها بوساطة كوابت مثل ٢ر٤ ـ ثنائى نيتروفينول (DNP) والسيانيد وأول أكسيد الكربون فى الظلام ودرجات المرارة المنخفضة •

وتشير هذه الدراسات الى اشتراك عمليات الأيض المؤكسدة وقد اقترح ولف أن الطاقة اللازمة لاعادة الالتحام تستمد من روابط الفوسفات الغنية بالطاقة المتولدة من عمليات الفسفرة المؤكسدة وتبين دراساته وفسوق ذلك , أن النظام المؤكسد الذي يحكم عملية اعادة الالتحام حساس جدا لمقادير صغيرة من الاشعاع ، وأن التشعيع تحت ظروف الافتقار الى الأكسجين يحمى النظام من ضرر الاشعاع و لا يعرف ما اذا كان النظام المؤكسد نوويا أو سيتوبلازميا الا أن دراسات آلفرى وميرسكى وأوزاوا (١٩٥٥) الحديثة على النويات المفصولة من الغدة السعترية في العجول , تشير الى وجسود عمليات مؤكسدة تعطى روابط فوسفات غنية بالطاقة داخل النواة وكان المعتبر ، قبل ذلك ، أن هذه العمليات قاصرة على الميتوكوندريات و

وتمثل الاحداث الفيزيائية والكيميائية المرسومة في شكل ١٠ ـ ١٨ تعديلا لنظام سابق اقترحه لاتارجيه وجراى (١٩٥٤) • فالعوامل الرئيسية التي تحدد مقدار ونوع الأحداث هي : الجرعة وشدة الاشعاع ونوعه • فنتوقع مثلا أن تحدث جسيمات ألفا الكثيفة التأين طابعا مختلفا من الأحداث ، نوعا وكما ، عن الذي تحدثه أشعة جاما أو أشعة - X اللتان تقلان عنها في كثافة التأين • وتنبع غالبا الأحداث الاشعاعية الكيميائية التي ناقشناها سابقا من تأثيرات الاشعاع على الماء ، ويلعب الاكسجين دورا هاما في السيطرة على الخطوات التي تتضمنها هذه الاحداث •



شكل ١٠ ـ ١٨ : بيان تخطيطى يوضع العلاقة المبكنة بين الأحداث الفيزيائية والكيميائية في الخلية الناشئة من التمرضُ للاشماعات أو للمطفرات الكيميائية وبين الاحداث التركيبية التي تقع بالكروموسومات ٠ تدل الاسهم المرسومة بالخطوط المتصلة على احتمال وجود تفاعلات اشماعية _ كروموسومي والمرسومة بالخطوط المتقطمة على احتمال وجود تفاعلات مطفر كيميائي _كروموسومي انظر النص في الكتاب للتفسير والشرح ٠

وقد أقيم فارق بين الأحداث الاشعاعية الكيميائية الابتدائية والثانوية ويمكن اعتبار الاولى أنها تشمل تكوين نواتج تحلل الماء المؤين القصيرة الممر ، واعتبار الثانية أنها تشمل فوق الاكسيدات الأطول عمرا والتي تستمر في التفاعل بعد وقف الاشعاع ويشير بشدة استمرار انحلال الحامض النووى المشعع بعد وقف الاشعاع الى وجود مشتقات من فوق الاكسيدات هذه أو شبيهاتها الطويلة العمر نسبيا ، وعلى الأخص لأنه في غياب الاكسجين ، لا تتكون مثل هذه المشتقات ولا يستمر الانحلال المتواصل (بتلر وسمسون ١٩٥٥) وغير أن تعريف الطبيعة الدقيقة للمواد المتفاعلة وللتفاعلات مازال ينتظر التحديد و

وتدل دراسات وولف ، التى بحثت فيما سبق ، والبيانات المدرجة فى جدولى ١٠ ـ ١٠ و ١٠ ـ ١١ على وجوب اعتبار خطوات أيضية معينة كجزء من سلسلة الأحداث التى تؤدى الى التلف الكروموسومى • ويبين الشكل ١٠ ـ ١٨ طائفة واحدة من هذه الأحداث الأيضية • ولكن ليس من المؤكد ما اذا كانت الاشعاعات والمطفرات الكيميائية تتشارك فى خطوات معينة أو أن لكل منها مسلكه الفريد الخاص به فى التفاعل •

وتشير الاحداث الكيميائية والكيميوحيوية المبينة في أسفل جدول

١٠ ــ ١٨ الى طرق محتملة يمكن للمطفرات الكيميائية أن تؤسر عمل الكروموسومات وانه ليبدو في أول الأمر أن للمركبات الخردلية والداي أبوكسيدات ، نظرا لكونها عوامل شديدة التفاعل ، نشاطا كيميائيا بسيطا (لا انزيميا) وأنها لا تدخل في طور التفاعلات الكيميائية الحيوية (الانزيمي) الا فيما بعد · وتشير الى ذلك الحقيقة في أن المادة DEPE يكبت عملها معاملة لاحقة بالمادة ٢و٤ ـ داى نيتروفينول (DNP) الى حد أكبر من معاملة سابقة بنفس المادة · ومن ناحية أخرى ، نجد أن المادتين MH و EOCكونهما من مشتقات قواعد الأحماض النووية , يحتمل أن تعملا كمواد مضادة للأيض وتدخل سلسلة الأحداث مباشرة عن طريق مسلك كيميائي حيوى • وتتضمن في آخر الأمر جميع المطفرات الكيميائية التي بحثناها جزءا من الجهاز المؤكسيد في الحلية (كيلمان ١٩٥٦) وهنا يقع الاشتباه في عمليات الفسفرة المؤكسدة غير أن الحقيقة في أن السيانيد يشبه في تأثيره تماما تأثير الافتقار الى الأكسجين يتضمن ادخال انظمة السيتوكروم في الأمر وهي في حدود ما نعلمه ، توجد في الميتوكوندريات • ولهذا ، فانه يظهر أن التداخل معأى جزء من الايض المؤكسد في الحلية سيؤدى في نهاية الأمر الى تداخل في عمل أى مطفر كيميائي وعلى هذا الاساس يمكن النظر الى الفسفرة المؤكسدة كاحدى الخطوات النهائية مع تأخير النظام التنفسي المؤكسد خطوة أو أكثر

وأية محاولة للربط بين الأحداث التي تقع على المستويين الفيزيائي والكيميائي مع الأحداث التي تقع على المستوى الكروموسومي ، لايمكن اعتبارها سوى مجرد اقتراح • ولا تعنى الأسهم في الشكل ١٠ ــ ١٨ الا مجرد علاقات ممكنة وتحكم الاحداث الفيزيائية والكيميائية التي تصاحب الاشعاع علية الانفصام ولا يوجد دليل مقنع يشير الى أن للأحداث الأيضية مشل هذا التأثير وبالتأكيد ، تتغير حساسية الكروموسومات مع تغير مراحل الانقسام الخلوى ، مما يشير الى أنها تتصل بعمليات الأيض ولكن هذه الحساسية المتباينة قد ترجع الى حالة الكروموسوم وليس الى أى نظام أيضى خارج الكروموسومات يسهم بطريق مباشر أو غير مباشر في عملية الانفصام خارج الكروموسومات يسهم بطريق مباشر أو غير مباشر في عملية الانفصام غير أفراد النوع الواحد ، تشير الى أن تغير الظروف الفسيولوجية ، كالحي بين أفراد النوع الواحد ، تشير الى أن تغير الظروف الفسيولوجية ، كالحي تحدثها حالات النقص الغذائي (استفنسن ١٩٥٧) ، قد تكون مسئولة عن ذلك • ومن ناحية أخرى ، فان النظام الأيضي يحكم اعادة الالتحام

ولكن حيث أن الأحداث الأيضية ما هي الاحلقة في سلسلة الأحداث ، فلابد وأن تؤثر الأحداث الفيزيائية والاشعاعية الكيميائية أيضا على اعادة الالتحام حتى ولو كأن ذلك بطريق غير مباشر • ولم يمكن ، في حالة استخدامالملفرات الكيميائية ، فصل عمليتي الانفصام واعادة الالتحام ، ولهذا فقد اعتبر أن المطفرات الكيميائية تؤثر على الظاهرتين •

ويتضح مما بحثناه ، أن انتاج التغيرات ، سواء كان تكوينها تلقائيا أو كانت مستحدثة بعوامل فيزيائية أو كيميائية ، أمر سهل التحقيق ولكنه صعب في ادراك كنهه من جميع وجوهه • وتتطلب زيادة فهم الموضوع زيادة في التجارب التفصيلية ومعرفة أكبر عن الأيض في الخلية وعن التركيب الكيميائي للكروموسوم •

الباب الحادىعشر

كيمياء النوبإت والكروموسومات

يوفر الانتظام البديع الأخاذ الذي تعرضه الكروموسومات أثناء الانقسام الخلوى (الانقسام الميتوزى) تكوين خليتين شقيقتين متماثلتين وراثيا • كما يوفر هذا الانتظام (الانقسام الميوزى) توزيع العوامل الوراثية على نسل المستقبل ، على نحو يمكن التنبؤ به • ويأتى الجزء الأعظم من معلوماتنا السيتولوجية الحاضرة عن هاتين الظاهرتين من المواد المثبتة والمصبوغة • كما أن المفهوم هو أن الاعتقاد باستدامة الكروموسومات مستمد من مثل هذه المدراسات • ولكن مجهر تباين الطور الضوئي والصور المتحركه المأخوذة على فترات للخلايا الحية وبالأخص دراسات المواد المشعة التي تدخل في تركيب الكروموسومات ، هذه جميعا قد غيرت ووسعت وجهة نظرنا حيث بينت أن الاستدامة تقتصر أساسا على السلوك المدوري للخلايا في الانقسام أي ان نفس الكروموسوم يظهر في مرحلة معينة ثابتة وبنفس التتابع الجيني •

ولابد لنا من أن نواجه الحقيقة في أن الكروموسوم ، كالخلية أو الكائن الكامل ، هو كيان ديناميكي ، وعند هذا المستوى تختلط السيتولوجيا مع فسيولوجيا الخلية وكيمياء الخلايا فلا يمكن التمييز بينهما (دانيلي ١٩٥٣ ، مازيا ١٩٥٢) ،

والمهمة التى تواجه باحث كيمياء الخلية فى محاولته وصف الكروموسوم كوحدة كيميائية ديناميكية لهى عمل عظيم • فالنواة ، فىدورهاالمزدوج كعامل للمواد الوراثية وكمنظم وحاكم للنشاط الخلوى ، هى وأجزاؤها يجب أن تكون قادرة على « التكاثر الذاتى » أو « الازدواج » وعلى « الطفور » دون تعطيل للازدواج ودون تعويق للعمل بالمفهوم الوراثى • والى جانب ذلك يجب أن نصل الى تعليل للتحركات الكروموسومية مثل التلاصق والعبوروالحلزنة

وهذه الظواهر التي أمكن منذ وقت طويل ادراكها سيتولوجيا أو وراثيا ترجع نشأتها الى التركيب الكيميائي للكروموسوم ومن الواضح تماماً أن تفهمها يقع خارج نطاق قوى اظهار المجهر الضوئي •

وفى سبيل تفهم هذه الموضوعات من وجهة النظر الخاصة بربط التركيب البنائي الكيميائي والنسساط مع الوظيفة والشكل الوراثي والمودفولوجى . ويجد باحث كيمياه الخلية تحت تصرفه أربم طرق رئيسية للتحليل :

(١) التفاعلات الصبغية ذات الدرجات والنوعية المختلفة ٠ (٢) الطرق الفوتومترية لتحديد التركيب الكيميائي والتركيز النوعي والكمي ٠ (٣) الهضم الانزيمي ٠ (٤) التحليل الكيميائي المباشر عقب الفصل بالجملة للنويات والكروموسومات في حالة خالية من التلوث • وقد بينت هذه الطرق على الرغم مما قد تكون عليه من عدم الكفاية في الوقت الحاضر وعلى الرغم من خطورة الاعتماد على نتائجها اذا ما تناولتها أيد غير خبيرة , أن الكروموسومات والنويات تتألف رئيسيا من الحامض النووى الديزوكسي ريبوزي DNA . والحامض النووي الريبوزي أو الحماسي (PNA أو RNA) ، وبروتينات قاعدية من طرازى الهستون والبروتامين وبروتينات أشد تعقيدا أو لاهستونية ركازية تحوى كثرا من الحامضين الأمينيين التربتوذان والتروزين وذات خواص حامضية (جدول ١١ ــ ١) • وجميعها فيما عدا الهستونات والبروتامينات هي مركبات بلمريه طويلة السلاسل عملاقية الحجم ذات بناء دعامي كالعمود الفقري تتصل به سلاسل أو مجموعات جانبية ٠ ويعتبر شمول وجود هذه المركبات الذي يكاد يكون عاما في جميع طرز النويات وجميع طرز الكائنات من الفروسات الى النباتات والحيوانات الراقية شاهدا على أهميتها الحيوية • بينما يشهر شكلها العام إلى أن شكل الجزيء أساسي ومحدد لوظيفته ، غير أنه لم يوجد DNA في فيروس موزايك الدخان كما يغيب RNA أو تقريبا كذلك في الفروسات البكتيرية •

، جبول ۱۱ ـ ۱

. . .

تحلیل گیمیائی جزئی (نسب مئویة) للنویات والکروموسومات (من مازیا ۱۹۵۲ عن نتائج باحثین مختلفین)

مرکبات اخری لبیدات وتراب معدنی	نین رکاری	برو [:] قاعدی	RNA	DNA	المواد
٥ر٣	کلی.	٦٩	۳۷٦	۲۸	نويات كبد الفأر
-	کلی	۲.	٤٦٤٠	٨ر١	نويات كبد الجرذ ٤٠
7361	١٤	40		٣١	نويات الغدة السعترية في العجول
-	٥ر٨	٤٠	۲ر۱	٤٨	كروموسومات الغدة السيعترية في العجول
-	0 -	Y •.	٤ر٢	40	كروموسومات كبد العجول

وللآن ، لا يمكن أن نقرر كيف تترتب هذه الجزيئات لتكون كروموسوما له القدرة على القيام بوظيفته الخلوية والوراثية • ولاتزال أيضا طبيعية الجين من الناحية الكيميائية مجهولة ، ولذلك لا يمكننا أن نقرر عن ثقة علاقته الوظيفية بالصفة التي يحددها •

الطرق والوسائل الفنية والتكنيك،

التفاعلات الصيغية

تتوقف فائدة الصبغة كوسيلة لتعريف مكونات الخلية وصفيا وكميا على نوعية الصبغة لمجموعات كيميائية معينة وعلى الدرجة التى يمكن بها للصبغة أن تتحد مع هذه المجموعة (نوفيكوف ١٩٥٥) (جدول ١١ - ٢) • وقد استعمل كلا النوعين من الصبغات ، الحامضية والقاعدية • وبالرغم من أن استعمال الصبغات كادوات للبحث داخل الخلية قد هذبت كثيرا ، فانهيجب

اعطاء كثير من العناية فى تفسير البيانات ويرجع ذلك غالبا الى أن أية تغيران طفيفة فى التكنيك تبعث على ادخال فروق ملحوظة (سويفت ١٩٥٣) ، ويظهر أن هذا ينطبق ، بصفة خاصة على تحديد مكان وجود المواد الكيميائية داخل الخلية كما ينطبق أيضا على التقديرات النوعية والكمية ،

جدول ۱۱ ـ ۲ المقادير النسبية من الصبغة القاعدية التي تتحد مع النويات في الغار بالمقارنة مع تفاعل فوجن (عن سويفت ١٩٥٣)

النسبة الى	المقادير	
برانشيما	النسبية	الصبغة القاعدية والنسيج
الكبد	لكل	
	نــواة	
		ميثيل جرين
٠٠/	1117	يرالكبد _ برانشيما
٥ر ١	۷ر۱۹	خلايا جنينية
161	۲۲۲	الامعاء الدقيقة ـ الدور البيني
٧ر٢	۲۰۰۳	الدور الاستوائق
		آزور B (عقب الانزيم النــووى الريبوزى)
12.	۱۲٫۲۱	الكبد _ برانشيماً
71	۸ر۲۰	خلايا جنينية
٠٠٣	۰ر٠٤	الخصية _ النسيج المولد للخلايا الأمية الاسبرمية
۸ر۲	٤ ۲۷٪	الخلايا الامية الاسبرمية الأولية
۷ر۰	ا ۲ر۸	الاسبرماتيدات
		. تفاعل فوٽجن تفاعل فوٽجن
۱٫۰	ەرە\	الكبد _ برانشيما
۱ر۱	۱٦ر١٦	خلايا جنينية
١,٠	۱۲٫۲۱	الأمعاء الدقيقة _ الدور البيني
٠ر٢	٥ر٣١	الدور الاستوائي
۹ر۱	۱۳۰٫۰	الحصية ـ النسيج المولد للخلايا الأمية الاسبرمية
۰ر۲	٤١٣ ا	الخلايا الامية الاسبرمية الأولية
ەر•	٤ر٨	الاسبرماتيدات
•		

وقد برهن تفاعل فولجن على أنه ذو فائدة خاصة لما يتمتع به من توعية للحامض DNA والطريقة في أساسها تتكون من تحلل مائي حامض متبوع بمعاملة مع كاشف تشيف (فوكسين قاعدى مبيض بحامض الكبريتسوق ليكون قاعدة عديمة اللون) • ويحرر التحلل المائي القواعد الالديهيدية في بيورينات جزى م DNA (أدنيين وجوانين) ، ثم تتفاعل هذه مع الفوكسين عديم اللون لتكون مركبا قرمزى اللون • ولا يتفاعل كبيا لابد من تفهم المتغيراتالتي وفي حالة استخدام تفاعل فولجن لتقدير DNA كبيا لابد من تفهم المتغيراتالتي تؤثر على شدة الصبغة وأخذها في الاعتبار (ميرسكي وريس ١٩٤٩ • كورتيك فولجن وتحت ظروف مناسبة محكومة مع تقديرات طرق الاسستخلاص الكيميائية الحيوية • وفي هذه الحالات تقدر كمية الفوكسين القاعدي التحد بطرق فوتومترية حيث تكون ذروة الامتصاص للمركب الملون عند • ٤٥ مالي ميكرون (دى استفانو ١٩٤٨) على أن سويفت أبلغ عن ذروتين ، عند عيد • ٥٥ مللي ميكرون عقب التثبيت بحامض الكروميك •

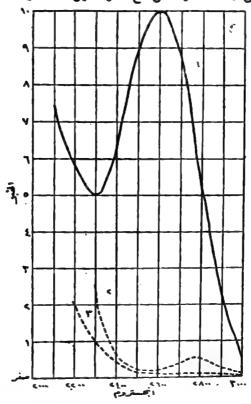
وتظهر أيضا صبغة الميثيل جرين نوعية للحامض DNA (كورتيك 190٠ و ١٩٥٠) الا أن كمية الصبغة التي تتحد تتوقف على الطريقة التي تعامل بها الخلايا وكذلك على حالة البروتينات المصاحبة له (سويفت ١٩٥٣) ويبدو أن هذه الصبغة تنفع في التمييز بين DNA المتبلمر وغير المتبلمر (بوليستر ولحتنبرجر ١٩٤٩) ، ولهذا فان قوة اتحادها تكون أكثر تباينا من التحاد الفوكسين القاعدي أما فيما يتصل بالطرق الفوتومترية فقمه عم استعمالها في تقدير DNA كميا وامتصاص الميثيل جرين شديد عندالمنطقة استعمالها في تقدير للطيف المرثي وتشير بعض الأدلة الى أن اصطباغ خلايا الأطراف الجذرية في البصل يزول اذا سبقه هضم بالأنزيم النووى الريبوزي وفي نفس الوقت لا يتأثر تفاعل فولجن (كاوفمان وماكفوتالد وجاي ١٩٥١) مما يشير الى وجود طرازين مختلفين لربط الصبغة و

وقد درست البروتينات فى أنسجة مصبوغة بتفاعل ميللون الذى ينتج عنه تكوين مركب ملون عندما تتحد المجموعات الفينولية فى التيروقين والتربتوفان مم أيونات الزئبقيك والنتريت فى محلول حامضى ولمتراكب

التيروزين الزئبقي ذروتان للامتصاص عند ٣٥٠ و ٥٠٠ ملل ميكرون فيحين أن متراكب التربتوفان الزئبقي يمتص عند ٤٠٠ ملل ميكرون وهذا يجعل من الممكن التعرف على اثنين من الاحماض الامينية المكونة للبروتينات والهستونات قابلة للنوبان في حامض الكبريتيك ، مما يسمح بتحديد جملة المروتين اللاهستونى ، بينما يمكن الحصول على جملة المحتوى البروتيني باستعمال حامض الخليك ثلاثي الكلور في استخلاص البروتين بدلا من حامض الكبريتيك وعموما ، يفقد كثير من البروتين خلال تداول الانسجة قبيل عملية الصبغ ، ولهذا يصبح من الضرورى جدا بذل كل عناية والاتفاق على طرق قياسية للتكنيك وقد استخدمت طرق أخرى لتكنيك الصبغ ولكن طرق تعن بعد وسائل جعلها قياسية (بوليستر وريس ١٩٤٧) ٠

الطسرق الفوتومترية

للجزئيات العضوية مواقع امتصاص مميزة في مناطق أشعة ما فسوق البنفسجي أو الضموء المرثى وأشعة ما تحت الأحمر من الطيف وهماه الحقيقة الى جانب المعلومات الاضافية بأن درجة الامتصاص تعتبر دالة طولية لتركيز المادة المتصة , قد سمحت بأن تجرى كلا نوعى الدراسات , النوعية والكمية ، على الحلايا الكاملة (بوليستر واورنشتين ١٩٥٥) ، ويمـــكن بهذه الطريقة فحص أجزاء الخلية حتى الدقيقة منها التي يصل قطرها الى نصف ميكرون • وقد بلغت هذه الطريقة درجة عالية من الكمال بفضل المدرسية السويدية من باحثى كيمياء الخلية (كاسبرسون ١٩٥٠) ، حتى أنه أصبح من الممكن اجراء القياسات الكمية في حدود من الدقة لا تتعدى أجزاء مئوية قليلة • غير أن الصعوبة تقبع في التحديد الوافي للدرجة التي يؤثر بهاتشتت الضوء (نتيجة لعدم التجانس داخل الخلية أو نتيجة لفروق في توجيسه الجزيئات) والضوء الشارد وتوزيع المواد المتصة على عمليات القياس التي تجری (کومونر ۱۹۶۹ ، و کومونر ولیبکین ۱۹۶۹) • واذا أخذت جمیم المتغيرات في الاعتبار فان قيم القياسات الفوتومترية غالبا ما تختلف الى درجة كبيرة عن القيم المأخوذة من تفاعل الصبغ بفولجن • وتكون الثقــة بالبيانات المتحصلة أعظم ما تكون عندما تستعمل مقرونة بطرق ووسسائل الاختبار الاخرى • وقد سبق أن أشرنا إلى استخدام الضوء المرتى في قياس مقدار الصبغة المتحدة ومن ناحية أخرى فأن أشعة ما فوق البنفسجى تمتص في كل من الأحماض النووية والبروتينات بطابع مميز ويبين شكل ١١ ـ ١ منحنى الامتصاص للحامض DNA ويرجع الامتصاص الى وجود قواعد بيورينية وبيراميدينية ولهذا السبب يستحيل التمييز بينDNA و RNA بالرغم من المكان استبعاد هذا أو ذاك اختياريا من الخلية عن طريق فعل انزيم نوعى خاص بأى منهما وهكذا فأنه عند استخدام الطرق الفوتومترية مقرونة بتفاعل فولجن فأن كلا منهما يكمل الآخر , حيث أن RNA يمتص في منطقة أشعة ما فوق البنفسجى ولكنه لا يتفاعل مع الفوكسين القاعدى و



شكل ۱۱ $_{-}$ ۱ : طيوف امتصاص الحامض النووى وبروتينات نموذجية بتركيزات متماثلة وبنفس سمك الطبقة $_{-}$ 1 المنحنى رقم (۱) محلول $_{-}$ مراكب من زلال المصل $_{-}$ ورقم (۲) محلول $_{-}$ من زلال المصل $_{-}$ ورقم (۲) محلول $_{-}$ من كبريتات البروتامين $_{-}$

وتعطى جزيئات البروتين أقصى امتصاص لها عند ٢٨٠ ميللميكرون

متفارقة مع الذروة ٢٦٠ ميللي ميكرون اللاحماض النووية وفي حالة وجود الطرازين من الجزيئات معا , على شكل هستونات نووية مثلا , فانه يكون من المستحيل غالبا تميين مكون امتصاص البروتين حيث ان الامتصاص الكل الاكبر الخاص بالاحماض النووية يحجبه وفي مثل هذه الحالة يجب الالتجاء الى طرق أخرى لزيادة التمييز و

وتتألف الأجهزة الفوتومترية , بصفة عامة , من مصدر للضوء وموحد لونى أو مجبوعة من مرشحات الضوء للحصول على مناطق أو شرائط معينة من الضوء الطبيعى ومجهر ووسيلة لقياس امتصاص الضوء (شكل l-0) وفى حالة استعمال أشعة ما فوق البنفسجى فأنه يلزم قوس زئبقى للحصول على شرائط الرنين الزئبقية الدقيقة ألتحديد وموحد لونى للفسوء كوارتزى بفتحة شقية ضيقة ومجهر بعدسة كوارتزية أو عاكسة , حيث ان أشعة ما فوق البنفسجى القصيرة (بين 700 - 700 مللى ميكرون) لاتس خلال العدسات الزجاجية العادية ويمكن اجراء القياس اما عن طريق ألواح فوتوغرافية تستخدم درجة السواد فيها لقياس النفوذ (والعكس للامتصاص) أو عن طريق خلية ضوئية كهربية (ضوكهربية) 0

وبينما يعتبر استخدام ضوء ما فوق البنفسجى مرضيا الى حد معقول للدراسة النوعية فى الخلايا فان له أوجها للقصور • فاستعمال اشعاع من هذا الطراز مع الخلايا الحية ضار تماما بها وقد يؤدى الى كثير من علم الدقة • وفى نفس الوقت فان حركة المواد الحبيبية داخل الخلية تجعل من العسير الحصول على القياسات • غير أنه على الرغم من هذه الاعتراضات فان القياس الضوئى الخلوى للطيف قد أصبح أداة بالغة النفع وضرورية فى الوقت الذى تتقدم فيه السيتولوجى نحو طور من أعظم أطوارها التحليلية المنتجة الرائعة •

الهضسم الانزيمي

استخدمت مجموعتان من الأنزيمات , بروتينية (بروتيازات) ونووية (نيوكليازات) بنجاح في بيان وجود وتوزيع تراكيب بنائية جزيئية معينة في الكروموسوم وفي النواة , وللتأكد من مدى أهمية هذه الجزيئات في حفظ التكامل التركيبي لبناء الكروموسوم • وتنقية الانزيمات خطوة أولى في استخدامها في الهضم النوعي للكروماتين • فاى تلوث ، مهما كان ضئيلا ، يمكن أن يؤدى الى استخلاصات خاطئة • وكما يشير كاوفمان (كاوفمان يمكن أن يؤخذ تبلور الانزيم في حد ذاته ، كضمان كاف لنقاوته • ويجب أيضا أن تؤخذ في الاعتبار جميع المتغيرات الأخرى التي تحدد نشاط الانزيم • وللآن لاتزال الانسجة المثبتة هي أصلح المواد للممل بها •

ومن بين الانزيمات البروتينية استعمل كل من التربسين والببسين والأول لا يؤدى الى تفكك الكروموسوم ولكنه ، فى وجود المواد القابلة للتحلل الكهربى ، يتحول الى جسم شبه هلامى له القدرة على الانتفاخ أو الانكماش مع دخول أو خروج الماء من النواة (كاوفمان ١٩٥٣ ، ١٩٥٣ وكاوفمان وبنويار و روان ١٩٥٣) و والمفروض أن هذا يرجع الى التحلل المائى للبروتينات النووية بوصفها نوعاً كاملا من التراكيب الجزيئية ، حيث أن استبعاد الاحماض النووية منها يمنع الانتفاخ و فالتربسين يهاجم الراوبط الببتيدية ويؤدى الى درجة من التدهور ، ولكن وجود روابط أخرى تميل الى المحافظة على الكروموسوم تمنع انحلاله التام على الرغم من انطلاق الأحماض النووية أثناء العملية و أما الببسين فيحدث انكماشا واضحا فى الكروموسوم ، وربما عن طريق استبعاد بروتينات معينة ذات خواص حمضية (مازيا وهاياشي ويودوويتش ١٩٤٧) ولكن يمكن احداث انتفاخ بالغسيل بالماء و

أما الانزيسان النسوويان ، الخساص بالحامض DNA والخاص بالحامض RNA ، فكلاهما يعمل على استبعاد الحامض الخاص به من الكروموسوم والنواة والحلية (على اعتبار أن RNA موجود في السيتوبلازم كما هو موجود في النواة) • ويمكن بعد ذلك صبغ البروتينات الباقية بالصبغات المناسبة • ويجعل انزيم سـ RNA الكروموسوم سالب التفاعل لفولجن • وبالرغم من أن RNA لا يصطبغ بالفوكسين القاعدي ، فأن انزيم سـ RNA يخفف اصطباغ الكروموسومات والسيتوبلازم والنويات ببعض الصبغات مشلل البيرونين وأزرق التوليودين • وهكذا برهنت طرق التحليل الانزيمية على أنها ذا ما اقترنت مم طرق الصبغ الحساسة •

التحليسل الكيميسائي المباشر

يتوقف تحليل النويات والكروموسومات جملة على فصلها في حالة عية نسبيا وفي كميات كافية لتناولها بسهولة • وفي أول الامر كانت تستعمل اسبرمات السمك والخلايا القيحية • ولكن الطرق المستحدثة لتجزئة وقصل الخلايا بالطرد المركزي التفاضل قد خففت من صعوبات مشاكل عمليات الغصل (كلود ١٩٤٦) . حيث يمكن تكسير الخلايا بطرق ميكانيكيـــة وترسيب الكونات التركيبية في طبقات با"لة الطرد المركزي ويمكن بهذه الطريقة الحصول على نويات كاملة عن طريق غسل الخلايا المفككة في حمض الليمونيك الذي يخلصها من السيتوبلازم • وقيل انه يمكن الحصول على كروموسومات مفصولة بطريقة تشبه الى حد كبير هذه الطريقة (الخلايا اللوكيمية ، كلود و بوتار ١٩٤٣ ؛ خلايا الدم ، مرسكي وريس ١٩٤٧) • غير **أن لامب (١٩٥٠) قد شكك في الطبيعة الكروموسومية للخيوط التي فصلت.** وحيثان هذه الخيوط قد فصلت من خلايا في دور الراحة فانه لا يمكن وربيتها في النويات قبل الفصل ، كما لا تعرف وسائل حاسمة معقولة لتعريف حُتُل هَذُهُ الاجسام ٠ على أن ميرسكي وريس (١٩٥١) قد وصف خيوطا حتميزة مورفولوجيا تبدو مماثلة لكروموسومات الدور الاستواثى وممتطة خوعاً ما • وحيث انه قد أمكن لهذين الباحثين أن يبينا عمليا أنه يمكن تحوير كروموسوم الدور البيني الى مظهر شبيه بكروموسوم الدور الاستوائي عن طريق تغيير درجة التميؤ ، فان ما يزعمانه يبدو صحيحا الى حد كاف • وعلى الأقل ، يمكن الفرض في أمان بأن المادة من الكروماتين وأن التحليلات التي أجريت من هذه المواد يمكن تطبيقها مباشرة على كروموسوم الدور البيني.

المكونات الكيميائية للكروموسومات

المكونات الكيميائية الرئيسية للكروموسومات هي DNA و RNA والهستونات والبروتينات غير الهستونية ، وبالاضافة الى ذلك هناك كالسيوم يبدو أنه متحد مع DNA (بارتون ١٩٥١) مازيا ١٩٥٤) ولكن كيف تتالف هذه المكونات معا لتكون نسيج الكروموسوم فهو من الموضوعات

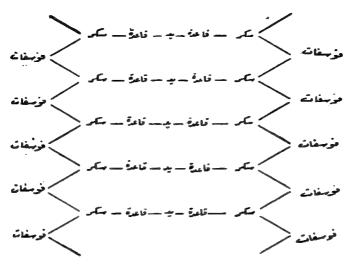
قيد البحث . وقد بين مازيا أن الفرسين ، وهو من العوامل القناصة يتحدم الكالسيوم ويسبب انفصام الكروموسومات الى قطع صغيرة الحجم مما يشير الى أن للكالسيوم أهمية في ربط أجزاء الكروموسومات معا • ويدعم هذا دراسات استفنسن (١٩٥٥) الذي بين أن معدل الانفصام التلقائي يرتفع الى درجة كبيرة عندما تكون ظروف التغذية فقيرة في الكالسيوم •

ومعرفتنا لاتحاد الأحماض النووية والبروتينات في متراكب من البروتين النووي مستمدة غالبا من طرق الاستخلاص • ولكن معرفة المدى الذي يصل اليه تناظر هذه المتراكبات مع حالاتها الطبيعية في الخلية الكاملة لاتزال من الاسئلة المحيرة • ومن الواضح أنه لا يمكن اعتبار واحد من هذه المكونات أكثر أهمية من أي مكون آخر • حيث ان الصورة التركيبية للكروموسوم التي أخذت في الظهور تبدو صورة لنسيج تتخذ فيه كل من الأحماض النووية والبروتينات المتعددة مركزا حيويا وبالتالي فرضا وظيفة حيوية معادلة •

الحامض النسووى الديزوكسي ريبسوزي

DNA مركب بلمرى على بعض من التعقيد والتباين • وفى وقت ملا . كان المفروض أنه مكون من وحدات تتكرر بانتظام وذات تركيب غير متغير • ولكن هذا الرأى بدأ يتوارى أمام وجهة نظر تعتبر أن للحامض DNA قدرة على التغيرات الداخلية لا تقل عما توجد فى البروتينات •

ومن حيث التركيب ، تتكون وحدة DNA الاساسية من سكر هو د ٢ - ٢ - ديزوكسى بنتوز تتصل به قواعد نيتروجينية من الطرازين البيورينى والبيراميدينى ومن أكثرها حدوثا من البيورينات الأدنين والجوانين ومسن البيراميدينات السيتوزين والثيمين • وقد وجد بيراميدين اضافى فى DNA الباتات والحيوانات الراقية ولكنه لا يوجد فى DNA البكتريا والفيروسات • هو ، ٥ - ميثيل السيتوزين (تسامنهوف ١٩٥٢) • وترتبط متراكبات السكر - القاعدة الواحدة منها بالأخرى بوساطة أحماض الفسفوريك ويمكن عرفا تصوير الصيغة البنائية للحامض DNA كما فى الشكل ١١ - ٢ • ويبدو أن المقادير النسبية للقواعد ثابته فى DNA المأخوذ من نوع معين بغض النظر عن العضو الذى استخلص منه ولكن تختلف النسب بين الأنواع



شكل ۱۱ ـ ۲ : تخطيط لنظام ترتيب الفوسفات والسكر والقواعد في DNA مبينا اتصال الجزءين اليميني واليسارى للجزى، بروابط الايدووجين وليس من المؤكد ما اذا كان التركيب البنائي المزدوج الذي يكون في حالة DNA حنزونا مزدوجا هو أيضا من خصائص RNA ويشير الدليل الحالي الحبني على نسب القواعد إلى أنه ليس كذلك •

المختلفة ويتبين من استخلاصات DNA من مصادر واسعة التنوع ، أن النسبة (أدنين : ثيمين) والنسبة (جوانين : سيتوزين) تقرب جدا من واحد ، ولكن النسب المتعاكسة أى أدنين الى جوانين وثيمين الى سيتوزين فتتباين الى درجة كبيرة (جدول ١١ – ٣) ، وتدل التباينات على أن DNA الذى كان يظن في وقت ما أنه ذو بناء عظيم التجانس والانتظام يحتمل أن يكون شديد التعقيد وذلك بكل بساطة عن طريق تباين في نسب القواعد الموجودة وفي العلاقات التركيبية لكل واحدة منها مع الاخرى ،

وهذا التعقيد في التركيب ، والذي تشير أيضا اليه حقيقة أن أحماض DNA من الأنواع المختلفة تتباين في معدلات تفكك بلمرتها بوساطة الأحماض وكذلك في سهوله الاستخلاص ، توفر للحامض DNA التنوع الذي رؤى أنه ضروري له اذا كان هو حقا ، كما اجتمع الرأى على ذلك ، أسماس الفروق الوراثية • فمن خلية الى أخرى في نفس النسيج ومن نسيج الى آخر في نفس النوع ، نجد أن مقدار DNA في النواة الواحدة واضح الثبات (جدول ١١-٤) ، وهذا هو ما كان يعتقد، المره ، على أساس المعرفة السابقة ، بأن تكون عليه

جساول ۱۱ ـ ۲ ترکیب محضرات DNA من مصادر مختلفة (عن تسامنهوف ۱۹۵۲)

_	_	جوانين سيتوزين	أدني <i>ن</i> ثيمين	المسبدر
۷۷	٦ر١	۷۹۲۰	۹۲ ۰	الانسان (الاسبرم)
٥٧٠ ا	۷٤۲	۱۱۹	١٠٠٠	(الغدة السعترية)
۱۳۲۱	۲۹د۱	۱۰۰۱	ه٠ر\	الثور (الاسبرم)
۲،۶۳	179	12.0	12.5	(الغدة السمترية)
۱۳۱	۱۳۲۱	۳۰د۱	۳۰ر۱	السلحفاة (كرات الدم الحمراء) •
ه ۹ ر ۰	12.5	۹۷ر۰	12.7	اشيريشيا كولاى
۲٧٠٠	۲۷۰۰	۷۰۰۲	۲۰۰۱	فيروس فراشة الجبسي
٢٦٢	1776	۱۹۷ ۰	۱٫۰۰	القمح (الجنين)

اللواد الوراثية في الحلية • وبالطبع , يحتوى الاسبرم تقريباً على نصف محتوى الحلية الثنائية المجموعة من DNA •

وقد وجدت فروق في كميات DNA للنواة الواحدة عندما أجريت مقارنات بين الأنواع (جدول ١١ – ٥) وكما أشار ميرسكي وريس (١٩٥١) فان هناك ما يوحى بشدة بوجود اتجاه تطوري بحيث تنقص كمية DNA للخلية الواحدة في صور الحيوانات ذات النشأة التطورية الحديثة وفي الحلات التي لوحظت بها فروق داخل النوع الواحد، أمكن بيان أن الفروق فيما بينها تقع في نسبة معينة وتتبع العلاقة ١: ٢: ٤ وحيث انه من المعروف أن للأنسجة درجات متباينة من التعدد المجموعي وعلى الأخص اذا لم تكن في حالة نشيطة من الانقسام ، كما وجد لابد وأن تنعكس الزيادة في العدد الكروموسومي مع الزيادة في محتوى DNA ويتبين هذا الشكل واضع عند مقارنة الأنسجة الثنائية المجموعة (القصعة) مع الثلاثية المجموعة (القصعة في القصعة السلسلة والاندوسبرم) في الذرة ، فتتبع الكميات النسبية للخلية في القصعة السلسلة

جساول ۱۱ س ٤

محتوى DNA ، بالميكروجرام × ، . . ٦ للنواة الواحلة في مختلف انسجة اللحم [من مازيا (١٩٥٧) عن فاندرلي وفاندرلي (١٩٤٧)]

	النسيج	فاندرلي وفاندرلي	میرسکی وریس
الاسبرم		757	7867
الغدة ال	سعترية	٤ر٦	۰۱ر۷
الكبد	(عجل)	3ر ٦	775
	(بالغ)		٤ر٨
الكلية	﴿ بِالْغُ)	٩ره	۵۲ ر۳
	(عجل)		۱۸ر۳
البنكرياء	۔ س	٩٦٦	

۲ : ۲ : ۸ : ۳ بینما تتبع فی الاندوسبرم السلسلة ۳ : ۳ : ۱۲ : ۲ : ۲ : ۲ ا : ۲ (سویفت ۱۹۵۳)، وفی الحالات التی وجد بها مدی واسع للتغیرات فی کمیات DNA للنواة الواحدة فی نفس النسیج ، کماهی الحال فی بضعة أنواع من أورام الفار ، فانه یمکن أن یعزی ذلك الی عدم الاكتمال المجموعی أو الانقسام الحاطی، للمواد النوویة (كلاین ۱۹۵۱ ، هاوشكا ولیفان ۱۹۵۳) .

ويجد ثبات مقدار DNA للنواة الواحدة انعكاساً آخر فى الثبات الكيميائى للجزى، ، كما أن دورة استنفاد الفوسفور والنيتروجين منخفضة جدا ومن المكن أن يقتصر حدوث ذلك فقط آثناء عملية تخليق الكروماتين وذلك استنادا الى استخدام أدنين موسوم بالفوسفور ٣٢ وبالنيتروجين ١٥ المسمين منا مصع أن الجليسين الموسسوم بالنيتسروجين ١٥ والفورمات وثانى أكسيد الكربون الموسومين بالكربون ١٤ أظهرت معدلات عالية للاستنفاد في الدورة وقد يكون الامركما اقترح سويفت (١٩٥٣) بأن بعض أجزاء الجزيء ذات معدلات استنفاد عاليسة في حين أن أجراء أخرى ذات معدلات منخفضة نسسا ٠

جسلول ۱۱ ـ ه

محتوى DNA ، بالميكروجرام × ، ٢٠ للنواة الواحدة في مختلف الأنواع « عن مازيا (١٩٥٢) من ميرسكي وريس (١٩٤٩) » ٠

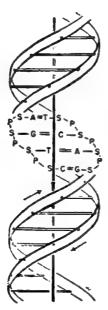
		النسيج	
المستدر	خلايا الدم الحمراء	خلايا الكبد	الاسسبرم
الدجاج المنزلي	۲٫۳٤	۳٫۳۰	۲۶۲۳
مبمك الشاد	۱۹۷۷	۲۰۰۱	۱۹۰۰
مىمك الكارب	۴ ٤ ر ٣	٣٦٣٣	35ر١
سمك التراوث	۹۷ره		۷٦٧
الضفدعة	۰۰ره۱	۷۰۰۷	
التسود	۳۳د۷		۰۷ر۳
السلحفاة	۲۷ره	۱۲ره	

ولا تعرف الحال التي يكون عليها DNA في الخلية ، وتنبيء الاوذان الجزيئية المختلفة التي قد بلغت الى ٧١٠ عن جزى طويل دفيع حوالى ٢٠ انجستروما في الاتساع وربما ١٠٠٠ مرة أطول من سمكه و ويختلف الوزن الجزيئي تبعا لطريقة الاستخلاص ويتحد DNA مع الهستون بكل سهولة بمجرد اضافتهما منفصلين في محلول مائي ويكونان متراكبا لزجا ولكن لا يوفر هذا الا اقتراحا لتفسير الكيفية التي يتحدان بها في الخلية و

وعلى أساس ثبات مقدار DNA للنواة الواحدة ، ونقاوة العنصر المحول DNA الذي يمكن انتقاله من خلية بكتيرية الى أخرى كمعلومات وراثية يمكن توريثها • وايلاج DNA فيروسى نقى تقريباً من فاجة الى بكتيرة حتى تتكاثر داخلها عند تكوين نسل جديد للفيروس ، فلدينا أسباب معقولة لأن نفرض أن المجزء الوراثى الحاسم من النواة لابد وأن نجده في جزىء DNA • ولهذا فان التركيب البنائى لهذا الجزىء يصبح ذا أهمية فائقة اذا أردنا أن نفهم

الاساس الفيزيائي والكيميائي للوراثة (واطسون وكريك ١٩٥٣ أ ، ب ، كريك ١٩٥٤) •

ولا يوجد جزى الله DNA الا في صورة تشابهية واحدة ، ونتيجة لذلك فان شكل الجزى له أهمية ، وذلك الى جانب عامل ثان هو النسبة 1:1 لكل من أزواج القواعد (الادنين _ ثيمين) و (جوانين _ سيتوزين) كما هو مبين بجدول 1:1 _ "" ، بينما يوجد عامل ثالث هو طوابع الحيود لأشعة X لجزى DNA الليفي مما يدل على أن الجزى على هيئة لولب مزدوج وقد استخدم واطسون و كريك هذه الأجزاء الثلاثة من المعلومات واقترحا نموذجا يصور جزى DNA على أنه يتركب من لولبين متكاملين يلفان حول محور مركزى (شكل 1:1) و توجد مجموعات الفوسفات والسكر في خارج اللولب



DNA شكل P = T: تعثيل تخطيطي لنسوذج واطسسون وكريبك لجسزي، P = T فوسفات P, سكر P = T, أدنين P = T فرسفات المتوازيان روابط الأيدروجين التي تصل القواعد المتلازمة T = T

والقواعد فى الداخل وتتصل القواعد الواحدة بالأخرى عن طريق روابط هيدروجينية بحيث يرتبط اللولبان فى بناء واحد مركب ولهذا فان القواعد تكون فى أزواج ولكى تفسر النسب المبينة فى جدول ١١ ـ ٣ ، اقترح أن كل

زوج يتكون من اجتماع بيدورين مع بيراميدين ، وفوق ذلك فان الازواج المكنة كيميائيا هي الأدنين مع الثيمين والجوانين مع السيتوزين واي زوج معين يمكن أن يتبعه أى زوج آخر ليوفر للجزى، تباينا في صوره الكاملة .

أما من ناحية العلاقات المكانية فان سلاسل الفوسفات ـ السكر د هي التي تهيى اللترتيب اللولبي فتقع القواعد على المستويات المسلطحة بين الشريطين المتكاملين لربطهما في صبغة طويلة ولكنها قوية ومتماسكة • وتوجد قاعدة عند كل ١٤٦٤ أنجستروم على مدى طول اللولب والدورة الكاملة من اللولب تشتمل على عشرة أزواج من القواعد أو مسافة ٣٤ أنجستروما ﴿ ويجب تأكيد أن هذا التركيب البنائي المقترح لا يعدو أن يكون مجرد نعوذج تفسیری لم یمکن للآن اثباته دون غمسوض (انظر ایضا دکر وشاکمان ١٩٥٤) • وعلى أية حال فان نموذج واطسون ــ كريك يفسر كثيرا من الحقائق التجريبية المعروفة عن DNA ، فهو يهيى وللتباين التركيبي الواضح الهضروري لتنوع وظائفه الوراثية , وهو نموذج يمكن تحقيقه من حيث ترتيب الذرات في الجزيء ، كما أنه يوفر طريقا سهلا لتكاثر DNA الامر الذي كان قبل ذلك مشكلة لا تستجيب لحل • فاذا فرضنا ، كما هو موجود بالاقتراح ، أنه من الممكن أن ينشطر اللولب طوليا وتفك لولبته فعندئذ يمكن لكل من نصفيه أن يكون بناء جديدا مكملا لذاته ليعطى لولبين مزدوجين كاملين • وهــذا يتيسر تحقيقه عن طريق سحب هــذه الكسرات الجزيئية الضرورية لاستكمال هذا البناء المكمل ، من مستودع المواد الخلوية • وسيكون من الضروري اجراء تجارب محكمة لا تقبل الشك ، ربمسا عن طسمريق وسم الكروموسومات عند الانقسام بمواد مشعة واستخدام وسيلة التصوير الذاتي الاشعاعي ، قبل امكان تقرير أن طريقة التكاثر هي كما اقترحها واطسون وكريك أو أن جزىء DNA يبقى سليما ليخدم كقالب يتكون وفقه الجزيء الجديد •

ورغم ما يبدو من اغراء لقبول نموذج واطسون ـ كريك فأنه لا يوفر أية معلومات فيما يتعلق بالنشاط الوراثي لجزىء DNA فيما عدا كون النموذج يوفر التنوع الكيميائي • وصحيح أن الترتيبات المكنة للنويتيدات الاربعة تهيىء أحرفا هجائية بيولوجية يمكن أن تنقل عددا كبيرا من جمل المعلومات الشفرية بما يماثل ترتيبات الأحماض الأمينية في البروتينات وتفسيرها

لنوعيتها في العمل • على أن هذا سيبقى ضمن مشكلات المستقبل بالرغم من أن شوارتز (١٩٥٥) وجامو ويكاس (١٩٥٥) وولورويكاس (١٩٥٥) ولوكنجن ودى بوسك (١٩٥٥) يقترحون أنظمة أخرى ممكنة يتيسر لها نقل المعلومات الشفرية المسجلة في جزىء الحامض النووي الى البروتينات مع الاحتفاظ بنوعيتها •

الحامض النسووي الربيسوزي

يختلف RNA عن DNA من حيث التركيب البنائي في أن السكر الموجود به هو سكر الريبوز وأن اليوراسيل يحل محل بيراميدين الثيمين ولا ندرى ما اذا كان التنوع المفروض وجوده في DNA له تنوع نظير في RNA ، وهذا أمر مازلنا ننتظر تقريره ، على أن النتائج التي استخلصت من بيض قنفذ البحر بان RNA النواة ليس نفس RNA السيتوبلازم (السون وتشارجاف ١٩٥٢) .

وبخلاف DNA ، يوجد RNA بوفرة نسبية في الاجزاء الحبيبية من السيتوبلازم • أما في النواة فيبدو أنه يكون جزءا من نسيج الكروموسوم حيث يوجد أساسا متحدا من بروتينات شبيهة بالهستون ١٠ الي جانب وجوده في النوية حيث يكون متحدا ببروتينات تحوى التربتوفان (كاوفمان وجاي وماكدونالد ١٩٥١) • وتختلف نسب DNAالي RNA في النواة اختلافا كبرا الى حد ما ، فقد حصل ميرسكي (١٩٤٧) على النسبة ٤٠ : ١ منكروموسومات الغدة السعترية والنسبة ١٠ : ١ من كروموسومات الكبد (جدول ١١ _ ١) وفي الكلية كانت نسبة DNA الى RNA في النواة حوالي ١٠ : ١ ، بينما كان حوالي ١١٪ من جملة RNA الحلية موجودا في النواة والباقي في السيتوبلازم وقد وجدت نسب تتراوح من ٦ر٠ : ١ الى ٣ : ١ في نويات البرامسيوم وبنكرياس الفار وخلايا البشرة في البصل • كما وجدت نسب أخرى , مما يشير اما الى وجود تباين واضع في الأنسجة المختلفة واما الىفروق ملحوظة ترجم الى اختلاف طرق الاستخلاص · وتبلغ كمية DNA في الكروموسومات عادة حدا كبيرا لدرجة لا يمكن معها صبغ أو تمييز RNA الا بصعوبة • ولكن بعد الازالة الانزيمية للحامض DNA بأنزيمه الخاص ، ديزوكسي ريبونيو كلييز يصطبغ RNA جيدا بالصبغة أزور B • ولا يعرف الى أى حد ترتبط كمية

RNA في النواة بمراحل الانقسام الخلوى الا أن المعدل العمالي لاستفاد الفوسفور ٣٢ المشنع يشير الى أن التغير الكيميائي في RNA أكثر مما يوجدفي DNA وفوق ذلك يدل التباين في كمية RNA أنه لا يتمتع بالثبات اللازم لمادة لها خواص جينية ولكن هذا الافتراض قد يكون خداعا أكثر منه حقيقة و

وهناك اكتشاف قد يبدو هاما وهو أن محتوى RNA في نويات خلاياً الأورام أكثر بكثير منه في الأنسجة الطبيعية وتحتوى خلايا الورم الاستسقائي من RNAعلى خمسة أضعاف ما تحتويه الخلايا الطبيعية وتظهر خلايا اللوكيميا نفس الاتجاه مما يشير باقتراح وجود فرق أصيل بين الأنسجة الطبيعية والأنسجة الحبيثة ومن ناحية أخرى ، فان RNA يكون آكثر انتشارا في الخلايا النشيطة عنه في الخلايا الساكنة التي في دور الراحة ولكن ربما كانت الكمية انعكاسا للنشاط الأيضى وليست خاصية تميز الخلايا الطبيعية والخلايا الخبيشة و

والظاهر أن RNA ضرورى لعملية تخليق البروتين فنجده حيثماتتكون هذه الجزيئات داخل الخلية (سويفت ١٩٥٣) وفي الكروموسوم ليس من للؤكد أن RNA الموجود به يكون جزءا متكاملا من المركب الكروموسومي ولكن الكثيرين قد عبروا عن الاعتقاد بأن RNAمشتق من أو مصنوع بوساطة DNA لينتقل الى السيتوبلازم حيث يعمل في تخليق البروتين ويعتقد هامرلنج (١٩٥٣) أن RNA النوية يخلق في النوية نفسها وفي حالة تجسريد خلايا الأميبا الحية من RNA عن طريق استعمال انزيم الريبونيوكليين ، يعود ANA النواة أولا ومن المحتمل أيضا أن RNA يلقي به من النواة الى السيتوبلازم عند انحلال الغشاء النووى ولكن الموقف جميعه في RNA من حيث التكوين والتركيب البنائي والوظيفة أقل كثيرا في الوضوح والتأكد عنه في DNA و

البروتينات

نوعا البروتين الأساسيان , الهستون والبروتامين , لهما وزن جزيئى حوالى ٢٠٠٠ , والبروتامين هو أقل الاثنين تعقيدا • ولا يوجد البروتامين الافى الحيوانات المنوية لبعض الأسماك حيث يبدو أنه قد حل محل الهستون . أما الهستون , من الناحية الأخرى , فيوجد تقريبا في جميع طرز النويسات

التى درست ويستدل على وجود آكثر من طراز واحد من الهسسستون من تحليل الحمل الكهربائى ومن الحقيقة بأنه لا يمكن استخلاص الهستونات بالمحاليل الملحية بسهولة من اسبرمات الثدييات وتبين تقديرات النتروجين أن الأرجينين والليسين هما أحماض أمينية واضح دخولها في تركيب المستون مع قليل من التربتوفان أو التيروسين ويحتوى البروتامين على الأرجينين ولا يحوى شيئا من التربتوفان أو التيروسين ولهذا فأن الصفات الأساسية للهستونات والبروتامينات مستمدة من الأحماض ثنائية الامين التى يغلب وجودها فيها و

وتستخلص الهستونات بسهولة من الكروموسوم • فباستعمال كلورور الصوديوم (تركيز وزن جزيئى واحد/لتر) يمكن ازالة متراكب لزج مكون من DNA وهستون من الكروموسوم • وتتراوح نسبة DNA الى الهستون في المتراكب المزال من ١٠١ الى ١٠١ • ويمكن أيضا باستعمال الاحاض المخففة فصل متراكب DNA مستون ولكن الفصل لا يكون كاملا كما في حالة طريقة الملح • وفي هذه المتراكبات المفصولة تصل رابطة الملح بين جزيئي DNA والهستون • ولكن ليس هناك الى الآن ما يؤكد أن هذه الرابطة رابطة رابطة رابطة رابطة وجودة في الحلية غير الماملة •

ويتبقى فى الكروموسوم ، بعد ازالة DNA والهستون ، البروتين اللاهستونى أو الركازى ، وهو غير قابل للذوبان فى المحلولات الملحيسة المركزة وفى محلول حامض الكبريتيك للمريتات الزئبقيك ، وكلاهما يزيل الهستون بسهولة ، حامض الأرجينين الحامضى ثنائى الأمين فقط فى تركيزات الهستون بسهولة ، المبرمات الحوت) ، بينما يوجد التربتوفان بكميات أكبر جدا مما يوجد فى الهستونات ، وربما يمكن معادلة البروتين الركازى المبرموسومين ، ميرسكى وبوليستر ١٩٤٦) مع « كروموسومين ، الستدمان واستدمان واستدمان (١٩٤٧) وقد اعتبر كل من مجموعتى البحاث أن هذا الجزء هو البناء الأساسى للكروموسوم الذى يتبقى بعد ازالة DNA والهستون على أن هذه النظرية الغرضية قد قدمت قبل دراسات واطسون وكريك ولم تعد تبدو صالحة للتطبيق ويبدو أن كلا من DNA و RNA مرتبسط بالبروتين الركازى حيث ان تجريد الكروموسومات الركازية بوسساطة الانزيمات النووية يؤدى الى انحلالها الكامل ،

وقد أمكن فصل أجزاء بروتينية آخرى من النويات وليس من الحطا في شيء أن نصرح بأن معلوماتنا عن التركيب البنائي لبروتين النواة لاتزال بعيدة عن أن تكون كاملة وبالتأكيد يظهر أنه بينما نجد أن كمية المروتين يمكن أن تتباين تباينا واسعا ويتبين هذا بوضوح من بيانات شريدر ولوختنبرجر (١٩٥٠) على الخلايا الأمية الاسبرمية واسبرماتيدات الحشرة أرفليوس فعلى الرغم من أن النسبة بين نويات الخلايا الأمية الاسبرمية ، الصغيرة والمتوسطة والكبيرة عيى ١ : ٨ فانها جميعا تعطى اسبرمات بأحجام متماثلة ، ونجد أن كميات DNA واحدة في جميع الخلايا بغض النظر عن الحجم ولكن المحتوى الكلي للبروتين يتناسب مباشرة مع الحجم الخلوى و

وتدل دراسات النظائر المشعة باستعمال ز ـ جليسين ـ ن١٠ على أندورة الهستون بطيئة كما هي الحال مع DNA ولكن دورة البروتين الركازى في المخلية سريعة مما يدل على أن جزء البروتين الركازى من النواة وكذلك RNA كلاهما مشترك بنشاط في عمليات الايض المباشر في الخلية و وتتباين أيضا كميات البروتين الركازى الى درجة كبيرة في الانسجة المختلفة (ميرسكي وريس ١٩٤٩، ١٩٥١)، ولكنا لسنا على ثقة بما اذا كان التباين الكمي مرتبطا بالنشاط الفسيولوجي (سويفت ١٩٥٣) ويقترح هامر لنج ١٩٥٣ على أساس دراسات النظائر أن النوية ، وهي غنية في RNA ، وهي أيضا مركز للهستوني واللاهستوني واللاهستوني واللاهستوني واللاهستوني واللاهستوني واللاهستوني واللاهستوني

الكروموسوم فى انقسام الخلية

من الأمور المسلم بها أن معلوماتنا عن كيمياء الكروموسوم والنواة متناثرة وغير متصلة و لكن دراسات العقد الماضى من السنين قد ارتقت بالبروتينات النووية من مكان كان يحوطها فيه الغموض النسبى الى مركز عظيم الأحمية للنشاط الخلوى على المدى القصير وعلى المدى البعيد و فقد درست جيدا خصائص الأجزاء DNA و RNA في النواة وفي الخلية ، أما أجزاء البروتين فعراساتها ليست مرضية تماما و لكن لا تزال المشكلة الخاصة بالكيفية التي تتسق بها هذه الكونات داخل النواة تشترك معا لتكون النسيج الكروموسومي

قائمة , وهو الذي يمكنه في نفس الوقت قيادة النشاط المباشر في الخلية ويحكم عملية انتقال الوراثة ويكاثر نفسه مرة كل جيل خلوى مع حدود ضيقة جدا للخطأ • وتكمن في موضع ما في هذا النسيج _ في تركيب البنائي ووظيفته _ الاجابات التي تعتبر أساساً لتفهمنا للخلية •

في السلود البيستي

اعتبرت متراكبات مختلفة أو تحت متراكبات من الحامض النسووى والبروتين أنها العنصر الكلى الأهمية للاحتفاظ بالكيان الكامل للكروموسوم ويقدر بوليستر متوسط تركيب نواة الدور البيني النشيطة أيضيا أنه يتكون من حوالي ٩٪ DNA و ١١٪ هستون و ١٤٪ بروتين ركازي و والتركيب بالنسب المتوية للكروموسوم المبنى على تحليسل الكروموسومات المفصولة طبقا لطرق ميرسكي وريس هو كالاتي :

(A - 1) (A - 1) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1)) (A - 1))

وقد انتقد لامب (۱۹۵۰) هدف البحث بشدة ، مصرا على أن ما سبى « بالكروموسومات المفصولة » ليس بكروموسومات مطلقا • ولكن ، رغمأنها فصلت من خلايا ليمفية في الدور البيني ، فان حدة الاجسدام ظاهرا تحتسب كروموسومية في طبيعتها بما لا يزيد عن أنه قد أمكن تمييدين « كروموسومات » تحمل المنظم النويي والنوية •

ويعتبر ميرسكى وريس (١٩٤٧) أن العمود الفقرى للكروموسوم المكون من اطار بروتينى قد يكون هو الجزء الوراثى أو قد يكون مجرد بناء يتصل به الجزء الوراثى من الكروموسوم • والتكامل الكروموسومى لا يدمر بازالة المتراكب DNA ــ هستون بمحلولات كلورور الصوديوم ، ولذلك يعتبرا الكروموسوم المتبقى بعد الازالة آنه الوحدة الاساسية • ومن تاحية

آخرى ، فان كاوفمان (١٩٥٠) ، على أساس تجريد الكروموسومات باستعمال انزيمات عالية النقاوة ، يتخذ وجهة نظر أشد محافظة ، وطبقا لها يعتبر الكروموسوم نسيج جزيئى متكامل لا يعتبر فيه أى بروتين أو أى حامض نووى معين على أنه الخاصة التركيبية الأساسية التى ليس عنها غنى ، غير أنه من الممكن أيضا أن يكون لهذا النسيج نظام كيميائى ذو شقين متكاملين ، أحدهما هو جزء ال DNA _ هستون والآخر هو الجزء الركازى الذى يحتوى على بروتينات لاهستونية عديمة الذوبان و RNA (مازيا ١٩٥٢) ، ويمكن عمليا بيان وجود كلا الجزءين باستخدام طرق الصبغ والاستخلاص .

أما الدور الذي تلعبه نواة المرحلة البينية في فسيولوجي الخليسة فانه يعرض مشكلة صعبة (مازيا ١٩٥٢) • ويجب تعديل الفرض بأنها مركز الاكسدة ، حيث أننا نجد أن الانزيمات المؤكسدة مركزة بصغة كلية في الحبيبات السيتوبلازمية • وفي الواقع يبدو أن النواة موجودة في بيئة لاعوائية تماما (سترن ١٩٥٥) • الا أن دراسات الفرى وميسكي واوزاوا (١٩٥٥) الأكثر حداثة تؤيد بقوة الرأى بأن نويات الفدة السعترية في العجل ، على الأقل لها القدرة على الأيض المؤكسد الفعال • وهذه النواة ليست أيضا مركزا للتنسيق ، فيما يختص بالنشاط القصير المدى • وذلك لانه أيضا مركزا للتنسيق ، فيما يختص بالنشاط القصير المدى • وذلك لانه وتشير تجارب نزع النواة (دانيللي ١٩٥٢ ، ١٩٥٣ ، ومازيا ١٩٥٢) الى وتشير تجارب نزع النواة (دانيللي ١٩٥٣ ، ١٩٥٣ ، ومازيا ١٩٥٢) الى النواة مركز لتوفير البدلات فهي تحكم نشاطات الخلية ولكن على أساس المدى الطويل وليس المدى القصير • ومن المحتمل أن هذا يتحقق عن طريق قدراتها التخليقية ، حيث انه من المعتقد أن ANA و البروتين قدراتها التخليقية ، حيث انه من المعتقد أن DNA و RNA والبروتين

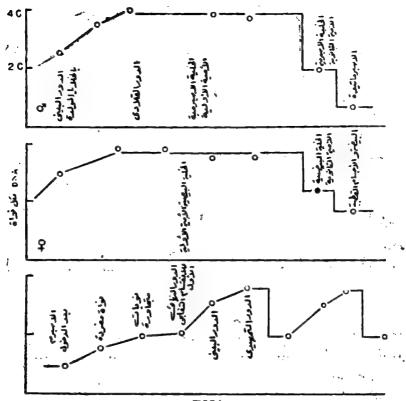
ومن المكن أن يكون البروتين وربما RNA من أصل سيتوبلازمى فعلا ، وأنهما يدخلان النواة خلال الغشاء النووى • ولكن الحقيقة فى أن دورة RNA فى النواة أسرع منها فى السيتوبلازم ، وأنه يظهر ثانية بعد استنفاده بالهضم فى النواة أولا • وأنه يسبتنفد بسرعة من الخلايا المنزوع منها النواة ، كل هذا يشير الى أنه ، مثل DNA ، ذو أصل نووى • ومن المكن أن يكون ذلك عن طريق التحول من DNA أو عن طريق عملية تخليق غير معروفة للآن •

في الانقسام الميتوزي

من المتفق عليه عموما أن تضاعف محتوى DNA في نواة الدور البيني يجرى في نفس الدور قبيل بده الانقسام الحلوى , وذلك بالرغم من أنه يبدو أن بعض الاختلافات الصغيرة قد توجد ولهذا فمن المنتظر آلا يجرى تخليق لحامض DNA أو يجرى القليل منه فقط أثناء الانقسام ويستدل على ذلك من نتائج عدة باحثين ممن استخدموا كلا من طريقتي الكشف الفوتومترية والنظائر المشعة ويبين الشكل ١١ – ٤ تخطيطيا مستويات DNA في الحلية أثناء انقسامات متتالية ، وتدل على أن المقدار الكلي يتنصف في الدور الخلية أثناء انتهيدى الانفصال ، وأن اعادة تخليقه تنحصر في مرحلتي الدور البيني والدور التمهيدي المبكر و ففي خلايا الأطراف الجذرية في الفيشيا تستمر فترة التخليق في النسيج المرستيمي حوالي ست ساعات , ويحل توقيتها قبيل الدور التمهيدي بحوالي ثماني ساعات (هوارد وبلك ١٩٥٣) و

وفي الأنسجة الميوزية ، يبدو أن التخليق لا يتم حتى بده الدور التزاوجي (ترادسكانتيا) أو الدور الضام (تريليوم) • وتبقى القيم ثابتة خلالمرحلة الخلية الأمية لحبوب اللقاح وتنصف في الانقسام الميوزي الأول ثم تتضير الى الربع في الأبواغ الصغيرة الحديثة التكوين • ويبدأ التخليق من جديد في الدور البيني المتأخر في البوغ الصغير وينصف ثانية عند تكوين النواتين، نواة الأنبوبة والنواة التناسلية • وعندئذ يبدو أن عملية التخليق تقف في نواة الأنبوبة ولكنها تتضاعف في منتصف الدور البيني للنواة التناسلية التي تجهيز نفسها للانقسام الى خليتين اسبرميتين في الأنبوبة اللقاحية (موزز وتايلور ١٩٥٥) • •

والموقف في الخلايا الأمية الأسبرمية والبيضية في النطاط (شكل ١١ – ٤) هو نفس الشيء الى حد كبير • ومن الملاحظات الهامة (سويفت وكلاينفلد ١٩٥٣) هو أن الكروموسومات في نويات الخلايا المولدة البيضية للنطاط تبدو منشقة قبل وبعد تضاعف كمية DNA ، وبذلك تلقى ظلا من الغموض على العلاقة بين كمية DNAوعدد الخيوطالكروماتينية • وهذايخالف ما وجد في الدروسوفلا في كروموسومات الغدد اللعابية التي تحتوى على حوالى • • • ضعف كمية DNA الموجود في النواة الثنائية المجموعة (كورنيك وهرسكوويتز ١٩٥٢) • ومن الطبيعي أن نعتبر أن تخليق DNA



ضكل ١١ ـ ٤ : التغيرات في مقدار DNA اثناء تكوين الجاميطات في النطاط ، ميلانوباس ديفرنتياليس ، في الذكر (أعل) ، في الأنثى (وسبط) وفي مراحل الانقسام التفلجي الأولى (أسفل) وتمثل الاحداثيات الافقية القيم النسبية للزمن .

وتكاثر الكروموسوم عمليتان متوافقتان في الحدوث وتتلازم كل منهما مع الأخرى • ولكن قد يكون أيضا أن عملية التكاثر هي في الحقيقة اتصال المواد الكروموسومية التي خلقت قبل ذلك (شوارتز ١٩٥٤) •

وتغيرات البروتين في الخلية أثناء الانقسام ليست معروفة تماما • وقد بين كاسبرسون (١٩٤٧ ، ١٩٥٠) أن نسبة الحامض النووى الى البروتين تتغير من ١ : ٢٠ في الدور التمهيدي الى ١ : ٣ في الدور الاستوائى مما يشير الى اختفاء ملحوظ للبروتينات النووية أثناء المراحل الأولى للانقسام ولكن سويفت (١٩٥٣) يقترح أن التكثف الى بروتينات نووية وليس الاختفاء ربما هو الذي يفسر التغيرات التي وجدها كاسبرسون في امتصاص أشعة

ما فوق البنفسجى • وقد يفسر أيضاً فقد البروتينات لتكوين المغزل جزما من النسبة المتغيرة •

وتجمل التغيرات المكن حدوثها أثناء الانقسام مشاهدات ريس وميرسكي (١٩٤٩) ذات علاقة مباشرة بصفة خاصة ، وحيث ان كمية DNA لايمكن أن تفسر التغيرات الكروموسومية في الدور التمهيدي (أي الحلزنة و ٠٠٠٠ الخ) . فإن الفروق بين كروموسسومات الدور الاستواثى المنكمشة وكروموسومات الدور النهائي والدور البيني المدودة يجب أن تعزى اما الى زيادة في المحتوى البروتيني ،وهو ما يخالف المساهدات القليلة التي أجريت ، واما الى تغير في حالة البروتينات النووية في الكروموسوم • وتبين الدراسات التي تجري على النويات المفصولة ، أنها اذا وضعت في محلول غير قابل للتحليل الكهربي مثل السكروز فان كروموسومات الدور البيني تكون ممدودة ، ولكن تحدث اضافة أملاح إلى البيئة تكثفا شهديدا بهها . وتمنع هذا التكثف ازالة المتراكب DNA _ حستون بينما لا يمكن باضافة أملاح احداث تكثف في الكروموسومات الفرشائية في الخلايا البيضية الأمية في الضفيعة حيث أنها لا تحتوى الا على قليل من DNA . ولذلك يبدو أن تكثف المتراكب DNA _ مستون هو المسئول عن التغيرات المساهدة في الكروموسومات , ولكن لم يتوافر للآن جواب عما يدخل في عملية التكثف بالمفهوم الكيميائي ع

في التكوين

أجرى عدد من الدراسات الكيميائية الخلوية على الأجنة لتحسديد طابع التغير الكيميائي في النويات كدالة للتكوين وبينما يمكن اكتشاف التضاعف العادى لمقدار DNA في نويات الدور البيني ، فان نويات هذا اللور الجنينية في الفار والنطاط والزنبق تظهر مدى من التغير في كميات DNA أوسع مما في الخلايا التي يمكن فيها تحديد مرحلة الانقسام في دقة اكبر (الفرت ١٩٥٠ ، سويفت وكلاينفلد ١٩٥٣) ، غير أن القيم تقع ، كما هو المنتظر ، فيما بين ضعفين وأربعة أضعاف الموجود في النواة الأحادية المجموعة. ومن المكن أن نعزو التباين الى عدم توافق وقت انقسام الخلايا في النسيج المنقسم (سويفت ١٩٥٣) ، وقد وجد أن نويات البيضات تحتوى على مقدار كلى من DNA أعلى من نويات الاسبرم في نفس النوع ، غير أن المشكلة مقدار كلى من DNA أعلى من نويات الاسبرم في نفس النوع ، غير أن المشكلة

تتعقد بزيادة احتمال التلوث من سيتوبلازم البيضة الذى قد يحوى احتياطيا من DNA في صورة مجردة قذفت اليه من الخلايا المغذية المنحلة • وفي المراحل الأخيرة للتكوين في قنفذ البحر ، أى من الجاستريولا الى البلوتيوس يحتفظ بثبات مقدار DNA في الخلية (مازيا ١٩٥٢) •

وقد قام مازيا (١٩٥٢) وسويفت (١٩٥٣) بتقييم معلوماتنا الحاضرة عن كيمياء الكروموسوم وعلاقتها بالخلية بصغة عامة • فالكروموسوم بناء مزدوج التركيب مكون من جزء DNA ـ بروتين أساسي (مستون او بروتامین) وجزء RNA _ بروتین (یحتوی علی التربتوفان والتبروسین) • ويبدو أن الاحتمال يكون أقوى في أن الاول هو الذي يقوم بدور المادة الوراثية في الحليه , وبهذم الصفة تكون وظيفته من النوع طويل المدى • أما الجــزه الثانى فانه مع ارتفاع انتاجه والتباين الكبير في كميته ووجوده في كل من النواة والسيتوبلازم ، له دور قصير المدى حيث أنه يحكم الأوجه المباشرة والأكثر الحاحا من نشاط الحلية • وللآن قد أمكن بيان أن تخليق كل من الحامض النووى والبروتين يجرى في النواة ، ولكن هناك قلة نسبية في الانزيمات العادية التي تحكم الوظائف الفسيولوجية في الخلية بصفة عامة ﴿ دارنس ١٩٥٤) * ولذلك فإن النبواة تتطفل على السيتوبلازم لسد ما تحتاج اليه من طاقة • غير أن السيتوبلازم يعتمد أيضًا على النواة ، ويقترح مازياً أن النواة تقوم بوظيفتها عن طريق توفير البدل باستمرار لما ينقص من الأنظمة السيتوبلازمية وربما كان ذلك عن طريق RNA الذي يتكون في النواة ويمر الى السيتوبلازم ، وأن الطبيعة المسامية للغشاء النووي هي بالدرجة التي تسمح بسهولة مرور المواد خلال الغشاء في أي من الاتجاهين (واطسون ١٩٥٥) ٠

أما من وجهة تميز الخلايا ، فلم توفر لنا بيانات كيمياء الخلية اجابات سهلة عن الكيفية التي تصبح بها خلية مختلفة عن الأخرى ، وتشير مشاهدات بيرمان (١٩٥٢ أ ، ب) ، عن المظهر المتغير للكروموسومات في الأنسجة المختلفة الى أن أجزاء مختلفة من الكروموسوم قد تنشط وظيفيا في وقت ومكان معينين لتلعب دورا في تميز الخلايا ، ولكن الأوان لم يحن بعد للتكهن عن المعنى العام لهذه البيانات ، على أن دراسات لنج وبريجز (١٩٥٥) تكشف عن أن النواة قد تتميز بنفس المعنى الذي يجرى في الخلايا والأنسجة ، وبزرع نويات من ميزودرم الحبل الظهرى ومن الخلايا التي سيتكون الصفيحة النخاعية في بيضات منزوعة النواة في الضفدع ، أمكنهما بيان أن هذه النويات لها القدرة بيضات منزوعة النواة في الضفدع ، أمكنهما بيان أن هذه النويات لها القدرة

على الاستمرار فى الانقسام , ولكن الحلايا المشتقة من انقسامها لا تتميز الى الطبقات الثلاث التى تكون الجنين الطبيعى • وقد استنتجا من ذلك أن النويات المأخوذة من مناطق متميزة هى أيضا متميزة •

ولهذا يبدو أن التميز سيتوبلازمى ونووى فى طبيعته وربسا فى نشأته وهو استخلاص تدعمه أيضاً دراسات دانيللي (١٩٥٢) الخاصة بنقل وزرع النويات فيما بين أنواع الأميبا ، وكذلك دراسات هامرلنج (١٩٥٣) التى تبين بكل وضوح فى الاسيتابيولاريا أن النويات مسئولة عن تأثيرات انتاج المظهر وغير أننا مازننا بعيدين كل البعد عن تقديم أى تفسير يسمع بربط كيمياء الكروموسوم والنواة بالاحداث المورفولوجية كما تظهر خلال عملية التميز و

الباب الثابي عشر

اككروموسويات والجيناشي

یکشف التحلیل الکیمیائی أن الکروموسوم یتکون معظمه من أحماض نوویة وبروتینات مع احتمال وجود مکونات آخری صغری , آی قلیلة فی کمیاتها, ولکن لیس من الضروری أن تکون صغری فی أحمیتها • ویستدل علی حفا من دراسات مازیا (۱۹۰۶) واستفنسن (۱۹۰۳ ، ۱۹۰۰) التی تشیر الی أحمیة الأیونات ثنائیة التکافؤ فی الاحتفاظ بالکیان البنائی للکروموسوم •

ولا يعرف كيف تتصل المكونات المختلفة بعضها ببعض لتكون الكروموسوم. ورغم أننا قد ناقشنا الاحتمال الكبير في أن DNA يتمتع بدور جيني رئيسي الا أن ثقتنا لاتزال قليلة فيما يتعلق بأى الأجزاء من النسيج الكروموسومي يكون الجين • غير أن اهتمامنا بالجين ، عند هذا المستوى من المناقشة , لايرجم فقط الى أن الطبيعة المادية والكيميائية للجين كانت ولا تزال ذات أحمية بالغة منذ بله الوراثة ، بل يرجع أيضا الى الصعوبة الحقة الواقعية في التمييز بين الطفرات الجينية والتغيرات الكروموسومية (ستادلر ١٩٥٤ ، مولر ١٩٥٤ أ , ب) • وللآن لم تحل هذه الصعوبة , ولكن ادراك وجود المسكلة أثار التساؤل عما اذا كان الجين لايزال ، كما كان يظن من قبل ، هو الجسم الحبيبي المحدد المعالم الذي يمكن قياس أبعاده • والواقع أن الاقتراح قد قدم بأنه لم يعد يعتبر من الضروري وجود حدود ثابتة لأبعاد الجين (جــولد ــ شملت ۱۹۶۱ ، ۱۹۵۱) • وكما سنري ، يمكن تعريف الجين بطرق شتى ويميل التعريف المقترح الى وضع حدود تقريبية لحجم الجين • ولكن مازال باقيا أن نحدد الى أي مدى تنطبق هذه الأبعاد على الحقيقة • وحاليا يجب أن تؤخذ أي اعتبارات أو آراء عن حجم الجين ، على أنها مؤقتة وفي حسدود المعلومات الحاضرة .

تعريف الجــــين

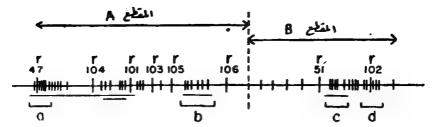
ان العقيدة عن الجين هي امتداد منطقي للصغة الوراثية التي يحددها ، حيث انه لا يمكن ادراك وجود أي جين الا عند مقارنة صورته الطافرة ، بطرق متنوعة ، مع الطراز العادي أو البرى للجين المفروض أنه قد نشأ منه •ويعزى الكثير من صحة نظرية الكروموسومات للوراثة الى الحقيقة في أنه يمكن الرجوع بأي صفة مميزة ، تورث على وجه يمكن التنبؤ به ، الى جين يحددها يقبع في النواة في كروموسوم معين ، وأنه يمكن عن طريق العبور اسناد هذا الجين الى منطقة معينة من الكروموسوم •

ولهذا ، فإن أول تعريف للجين هو أنه « الوحدة النهائية للاتحادات المديدة » أو بعبارة أخرى ، أن الجينات هي تلك الأجزاء من الكروموسوم التي يمكن أن يقع العبور بينها وليس داخلها وعلى ذلك فللكروموسوم تنظيم طولى يتصل عمل أجزائه بتحديد الحصائص المختلفة للفرد • على أن تحديد أية صفة قد يعتمد على جين واحد فقط أو قد يعتمد ، وهو الاكشر احتمالا ، على تعاون عديد من الجينات ، وعلى المستوى السيتولوجي ، فأن تعميم هذا الرأى يتوافر عن طريق التميز الطولى للكروموسومات الميوذية ، وبالشرائط التفصيلية في كروموسومات الفدد اللعابية في ذات الجناحين والواضع أن كثيرين من باحثى الوراثة السيتولوجية قد عبروا عن اعتقادهم بوجود ثناظر تام ١ : ١ بين الجين والشريط فمثلا يعتقد أن الشريط ، كما في الكروموسوم لا هو مركز الجين « غير منتظم العديسات هأى » • كما ذهب البعض إلى أن الشريط يحوى أكثر من جين واحد ، ولكن ليس هناك دليل ايجابي أو حاسم ، سوى قرائن غير واقعية ، على أن مركز الجين في دليل ايجابي أو حاسم ، سوى قرائن غير واقعية ، على أن مركز الجين في الكروموسوم موجود في منطقة الشريط أو فيما بين الشرائط •

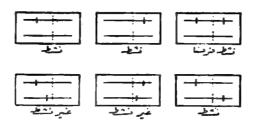
وتكوين الاتحادات الجديدة ، على الرغم من فائدتها في ارساء وجود التنظيم الطولى في الكروموسوم ، فان لها قيودها وأوجه قصورها ، ففي الكائنات الراقية يمكن اكتشاف معدلات للعبور تصل من واحد في ١٠٠ الى واحد في ١٩٠٠) ، بينما يمكن في بعض الكائنات الدقيقة الوصول الى واحد في ١١٠ (ديمرك ١٩٥٥) ، غير أنه بمجرد تقارب معدل العبور من معدل طغور الجينات المعينة فان النتائج تصبح غير قاطعة وتصبح كذلك موضعا للتساؤل ، وفي حالة استعمال اعداد كبيرة

من الافراد • وتحديد المناطق الدقيقة من الكروموسوم المطلوب دراستها بجينات واسمة مناسبة • فان كثيرا من المواقع التي كان يظن أنها جينات مفردة ذات اليلات عديدة • قد وجد أنها تتألف من اثنين أو ثلاثة مواقع منفصلة ذات تأثيرات متشابهة أو مماثلة مثل المواقع • أبيض العين ١٧ » و « متفرع ٢ » و « لوزنج IZ » و « فرميليون ١٧ » في الكروموسوم X في الدروسوفلا ميلانوجاستر (لويس ١٩٥٢ ، ١٩٥٩ ، جسرين ١٩٥٣ ، ١٩٥٤ ، ب) و « محبب X - (Bx) » و « نجمي نجيمي S-ast » في الأوتوسومات و « محبب X - (١٩٥٥) » و « نجمي نجيمي الموافر في السالمونللا (ديمرك و بلمستراند وديمرك ١٩٥٥) وفي البكتريوفاجات (بنزر ١٩٥٥) • وفي وبلمستراند وديمرك ١٩٥٥) وفي البكتريوفاجات (بنزر ١٩٥٥) • وفي وقت ما كان المعتقد أن تكوين اتحاد جديد هو وسيلة حاسمة للفصل بين جينين غير أليلين ، ومازال هذا صحيحا الى الحد الذي تدل عليه الدراسات في الدروسوفلا والذرةولكن الدراسات الحديثة في السالمونللا والبكتريوفاجات تبين أنه يمكن أن تحدث اتحادات جديدة بين أليلات موقع معين •

والطوافر في السرود العقيقة كل منها أليل للآخر كما ذكرنا عاليه ، ومع ذلك فمن الممكن بيان حدوث اتحادات جديدة فيما بينها • ويبين شكل ١٢ ـ ٣ درجة تكوين الاتحادات الجديدة التي تقع في السرد a • ويفشل الطافر r47 في أن يعرض اتحادا جديدا مع r812 و r295 و

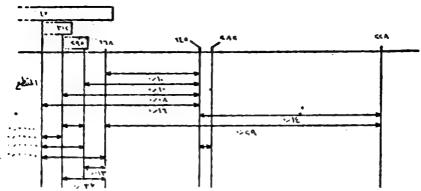


شكل T_a TI : تحديد مبدئي ټواقع طوافر TII في البكتريوفاج T_a TI مع بيان المقطعين الابتدائين A و B والسرود الدقيقة a - d وطوافر المقطع A ليست البلية اطوافر المقطع B ، في حين أن طوافر المقطع الواحد البلات غير مطابق كل منها الآخر \cdot وتمثل الخطوط الأفقية طوافر لا تظهر اتحادات جديدة مع الطوافر الأخرى التي تقع في مداها وربعا تكون نوعا من التغيرات \cdot



شكل ١٦ - ٣ : ملخص الطريقة التي يمكن بها تعديد مواقع طوافر ٢١٦ داخل المجموعة الارتباطية وتعيين علاقة و الأليلية الكاذبة » بينها - يفسل المظهر ٢١٦ في احداث المحلاللسلالة لا من السيريسيا كولاى ، ولكن يمكن ايجاد حالة و خليط ثنائي » بأن نعدى البكتريا بالطافرين المستقلين في الحصول عليهما - عندما يكون الطافران (موقع كل منهما مبين بخط رأسي متصل) في مقطمين مختلفين (يفصلهما خط رأسي متقوط) يحدث المحلال شامل (نشيط) حيث ال كلا من هذين الطافرين مستقل وطيفيا - ويلاحظ فشل حدوث الاتحلال عندما يكون الطافران في نفس المقطع - وفي الواقع يحدث بعض الاتحلال في المزارع غير النشيطة ولكن يمكن في هسند الحالات عزو ذلك الى تكوين اتحادات جديدة بين الإليلات غير المتطابقة ، كما يمكن اتخاذ معدل حدوثها كمقياس للمسافة التي تفصلهما داخل المقطع -

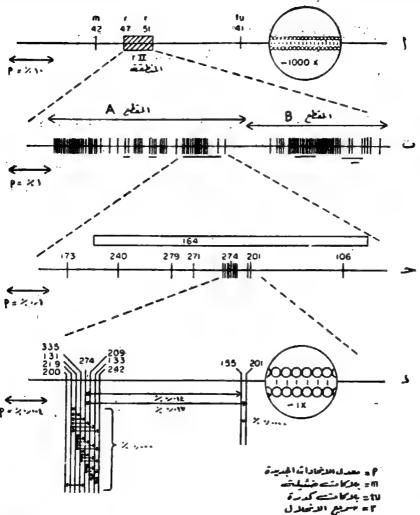
الا أن 7312 و 7295 يجرى بينهما وبين 168 اتحادات جديدة ويفسر بنزر هذه النتائج بافتراض أن الموقع الطافر يمتد على مدى طول معين من الحريطة الارتباطية (يدل عليها طول الخطوط فى شكل ١٢ ــ ٢) وأن تكوين الاتحادات الجديدة يجرى فى المسافه فيما بين هذه الأطوال وتستلاعى هذه النظرية فرض تداخل مواضع الطوافر الواحدة منها مع الأخرى أى أن ٢٠٦ يتداخل فى أليلات أخرى فى السرد ، ولكن قد يكون أيضا أن تغيرات من نوع ما قد تفسر هذا التداخل المقترح و



المكل ١٢ ـ ٣ : خريطة ارتباطية للسرد الدقيق داخل المقطع عنى البكتريوفاج عدم اكتشاف ومبين معدل تكوين الاتحادات الجديدة بين الالبلات غير المتطابقة ، وفي حالة عدم اكتشاف اتحادات جديدة يفرض أن الطوافر متطابقة -

ويمثل شكل ١٢ ــ ٤ التشريع المتتالى لجزء من الحريطة الارتباطية الى أليلات معينة ٠ غير أنه يجب ادراك أن الاصطلاح « أليل ، ليس له في وراثة الدروسوفلا والذرة نفس المعنى الذي له في البكتريوفاجات • ففي الكائنات الراقية ، الأليل ، في حدود المعروف ، غير قابل للتجزئة عن طريق تكوين اتحادات جديدة • وهذا هو التعريف الكلاسيكي للأليل • أما في البكتريوفاج فان الأليلات ، ولنقل في المقطع A تنتظم في نمط طولي على مدى الخريطة الارتباطية ويمكن فصلها عن طريق الاتحادات الجديدة • وطبقا للتعريف الكلاسيكي يعتبر كل منها غر اليل للآخر، حيث انه يمكن الفصل بينهما • ولكن ، على المفهوم الوظيفي يعتبر كل منها أليلا للآخر حيث انها تتشـــابه مظهريا في تأثراتها ٠ وان العدوى المختلطة لبكتيرة بحبيبتين بهما طافرتين من نفسَ السرد لا تتسبب في انحلال شامل ٠ ويقترح بنزر (١٩٥٥) أنه من المكن حدوث اتحادات جديدة داخل الجين ، • وذلك ببساطة لأن الوحدات الوراثية الوظيفية تتكون من عناصر أصغر ، • للاتحادات الجــديدة والطفــور ولكن هذا الرأى لا يتفق مع دراسات الدروسوفلا حيث نجد أن وحدة الوظيفة ووحدة الاتحادات الجديدة ووحدة الطفور واحدة وهي نفس الوحدة المادية (جرين ١٩٥٥ أ) • وليس من المحتمل أن تختلف الوحدات الوراثية الى حد كبير في صور الكائنات المختلفة التي درست ، حيث انه يبدو أن DNA المقام المسترك في الوراثة ، ولكن قد تكون عملية تكوين الاتحادات الجديدة في البكتريوفاجات مختلفة جذريا عنها في الكائنات الراقية , وأن هذا يحدد الدرجة التي يمكن أن ينقسم بها الجين الى أجزائه •

ويمكن أيضا ترجمة نتأتج البكتريوفاجات الى مسافات كيميائية نوعية • وكما يدل شكل ١٢ ـ ١ ، فإن السافات المبنية على الاتحادات الجديدة كبيرة الى حد معقول على الرغم من أن الحرائط الارتباطية لابد وأن تكون في منتهى الصغر ماديا • وهذا لابد أن يعنى أن معدل الاتحادات الجديدة لكل وحدة من المادة الوراثية أعلى مما هو في الكائنات الراقية • وفوق ذلك ، فقد قدر أن



شكل T_{1} : خرائط ارتباطية للبكتريوفاج T_{4} (أ) مكان المنطقة T_{1} بالنصبة للطوافر T_{2} ويمثل الجزء المحاط بدائرة أزواج النويتيدات طبقاً لنموذج واطسون T_{2} كريك لجزى T_{3} ومؤسس على الفرض أن كروموسوم البكتريوفاج هو خيط من T_{3} (ب) مقطعي T_{3} في المنطقة T_{3} (ج) مجموعة منتخبة من الطوافر بمقياس رسم أكبر (د) بتكبير أعظم T_{3}

عدد النويتيدات لكل حبيبة بكتريوفاجية هو حوالي ٤ × ١٠٠ (هيرشي وديكسون وتشيس ١٩٠٣) و فاذا قبلنا بصفة مبدئية نموذج واطسون وديكسون وتشيس DNA ، فهذا يعني ٢ × ١٠٠ أزواج من النيويتيدات ، فاذا فرض لريك لجريء DNA ، فهذا يعني ٢ × ١٠٠ أزواج من النيويتيدات ، فاذا فرض أن طول الحريطة الوراثية للبكتريوفاج ، ٢ والمؤلفة من ثلاث مجموعات ارتباطية هو ضعف الطول الحالي وهو ١٠٠ وحدة ، فان معدل الاتحادات الجديدة لكل زوج من النويتيدات يكون ١٠٠ في المائة و وبعبارة أخرى ، اذا وقع طافران بحيث يبعد كل منهما عن الآخر بمسافة نويتيدة واحدة ، فان فردا واحدا من كل ١٠٠ من النسل يكون من طراز الاتحادات الجديدة و وهذه واحدا من كل ١٠٠ من النسل يكون من طراز الاتحادات الجديدة و وهذه الجديدة لا تزيد عن ١٠ الى ١٢ زوجا من النويتيدات أو عن ٣٤ الى ٤٠ أنجستروما في الطول (شكل ١٢ سـ ٤) ومثل هذه المسافات المبنية على الاتحادات الجديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و الاتحادات الجديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحادات الجديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحادات المديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحادات المديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحادات المديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحادات المديدة أصغر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحددات المديدة أسفر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحددات المديدة أسفر مما يوجد في الكائنات الراقية عدة درجات و المتحددات المديدة المتحددات المديدة المتحددات المديدة المتحددات المديدة المتحددات المتحد

ويوجد موقف مشابه بعض الشيء في السالمونللا (ديمرك وبلمسترانه وديمرك ١٩٥٥) • فمن بين ٤٢ طافرا لعوز السيستين ، تقع ثمانية في المجموعة A وعشرون في المجموعة B وأربعة عشر في المجموعة C • وقد أمكن في طوافر الاغتذاء الأخرى عمل تجمعات مشابهة • ودرجة التشابه بين الطوافر التي تنتمي الى أية مجموعة أعلى منها بين الطوافر الموجودة في مجموعات مختلفة • وكما هي الحال في البكتريوفاج ، هناك دلائل على وجود أليلية بين طوافر المجموعة الواحدة وعدم وجودها بين طوافر المجموعات المختلفة • ومع ذلك تقع اتحادات جديدة بين طوافر المجموعة الواحدة • وقد اقترح أن و جميع الطوافر التي تنتمي الى نفس الفئة (المجموعة) هي اليلات غير متطابقة لنفس الموقع الجيني » • ولهذا فان هذا التعريف يتفق مع التعريف الذي اقترحه بنزر فالموقع الوراثي يشمل مقطعا صغيرا من خريطة الارتباط • والتغيرات التي تقع داخل المناطق المختلفة لهذا المقطع تؤدى الى نشأة أليلات مختلفة • ومن المكن أن يؤدى الاستقطاع الى ادماج أليل من الواهب الى الخلية المستلمة • وعلى الاساس الذي نوقش فيما سبق فان الجزء المستقطع قد يكون أصغر من الموقع ولكنه في حجم الأليل أو أكبر منه •

وقد عرف الجين أيضا على أنه و الوحدة النهائية للطفوره وهذا التعريف يفترض التماثل والتطابق التام بين الجين وأصغر مقطع من الكروموسوم له القدرة على التغير الذي ينعكس في هيئة صفة مظهرية يمكن اكتشافها •

وتحت معظم الظروف لا تصادفنا صعوبة في المساواة بين هذا التعريف والتعريف المبنى على أن الجين (أو الأليل ، كما استعملناه آنفا) هو وحدة الاتحادات الجديدة • ولا تدع دراسات البكتريوفاجات والسالمونللا ، التي وصفت عاليه . أي شك في أنه يمكن بالاتحادات الجديدة تحليل الجينات التي تقع على مسافة • ١٠ أنجستروم أو أقل فيما بينها • ولا تختلف كثيرا هذه الدرجة من الحجم لوحدة الاتحادات الجديدة عن القيمة التي حسبها لي (١٩٥٥) لحجم الجين من دراسات الطفور نتيجة الاشعاعات (أنظر الجزء التالي من هذا الباب) •

وهناك تعريف ثالث هو أن الجين ﴿ وحدة للنشاط الفسيولوجي ﴾ • وانه لمن السهل نسبيا ، على المستوى النوعى ، التمييز بين جين يحكم مظهرا معينا وجين يحكم مظهرا أخر مختلفا ومميزا * ولكن التفارق يصبح أقل وضوحا كلما أصبحت عوامل التمييز أميل للطبيعة الكمية أو كلما حدث تداخل بين المظاهر • وتؤكد طوافر في البكتريوفاجات والأليلات الكاذبة في الكائنات الأخرى هذه الصعوبات الأصيلة · فطوافر r في المجموعة الثانية وطوافر عوز السيستين لأية مجموعة واحدة في السالمونللا تتشابه مظهرياً • ويمته هذا التشابه آلي المستوى الكيميائي الحيوى للتخليق في حالة السالمونللا • وعلى ذلك فلا مناص من الاستخلاص بأن الوحدة الوظيفيـــة للكروموسوم أكبر كثيرا من وحدة الاتحادات الجديدة أو وحدة الطفور (بونتكورفو ١٩٥٢) • ولهذا فمن المكن تقسيم وحدة النشاط الفسيولوجي الى وحدات أصغر عن طريق الاتحادات الجديدة والطفور • ويبدو أنه من الأوفق أن نتبع ديمرك (١٩٥٥ ، ديمرك ، وبلمستراند وديمرك ١٩٥٥) في الاشارة الى هذه الوحدة على أنها ، موقع ، وليست جينا أو اليلا • فالموقع ، اذا هو جزء من الكروموسوم ذو وحدة وظيفية وأن أى طفرة تحدث داخل حدوده تتسبب في تعويق لهذه الوظيفة • فجميم الطفرات ، الواقعة في هذا الجزء ستكون متشابهة مظهريا على الرغم من أنه يمكن الفصل بينها بالاتحادات الجديدة وتقسيمها بالطفرات • ونتيجة لذلك فأن نص النظرية الفرضية و جين واحدة لوظيفة واحدة ، (هورويتز ولويبولد ١٩٥١) قد يتوافر له أساس مادي أكثر دقة اذا ما استعملنا الوحدة الفسيولوجية وليس وحدة الاتحسادات الجديدة أو وحدة الطفور •

ومن ناحية أخرى ، يجب أن نؤكد أنه ليس من السهل القطع بالتماثل الوظيفي بين الأجزاء المتجاورة من الكروموسوم ، مهما كانت كبيرة أو صغيرة

وبوجه خاص فى حالة وجود مواقع متجاورة ومتعاونة وظيفيا كالأليلات الكاذبة. ويدافع كل من جرين (١٩٥٥ أ) ولويس (١٩٥٥) للتوحيد بين الجينات المكانية والوظيفية والمبنية على الاتحادات الجديدة والطفرية • وكما يشير استيفنز (١٩٥٥) فاننا مازلنا فى انتظار مقام مشترك للاتفاق يسمح بتوحيد الآراء الحاضرة المختلفة • ولكن لا يمكن أيضا أن يرتكز تعريف واحد للجين ، مقبول من الجميع ، على عامل فاصل واحد سواء كان الوظيفة أو السلوك أو الحجم •

ويضيف بونتكورفو (١٩٥٢) تعريفا رابعا للجين ، وهو بالذات ، أنه الوحدة النهائية للتكاثر الذاتى ، ولكن ، كما يؤكد هو أيضا ، لا يدل هذا التعريف على كثير من المعنى الا اذا أدرك المرء ما هو الجزء الذى يكاثر نفسه وفاذا كانت النظرية الفرضية لبللنج الخاصة بالعبور ، وآراء ليفنتال وفسكونتى (١٩٥٣) ودورمان وتشيس وشتال (١٩٥٥) الخاصة بالنسخ التجزيئية ، لها أى أساس من الصحة فلربما يمكن في نهاية الامر حساب حجم وحدة التكاثر الذاتى ، ويبدو أن دراسات البكتريوفاج وعنصرالتحول في النيموكوك والاستقطاع في السالمونللا تهيىء حاليا أعظم أمل ، ولكن افتقارنا الى المعلومات عن التركيب البنائي للجين في الوقت الحاضر وبالتأكيد عن أي جسم يتكاثر ذاتيا يجعل حل هذه المسكلة عبئا ليس باليسير ،

ويجب أن يكون واضحا تماما أنه يوجد بين كل من التعاريف الأربعة التي أعطيت وبين الآخر درجات مختلفة من عدم الاتساق وأن كل تعريف منها ذو معنى فقط فى حدود طرق التكنيك المستعملة فى دراسة الجين والواقع أن ستادلر (١٩٥٤) يؤكد النقطة فى أنه من الواجب أن نفرق فى جلاء بين و الجين الفرضى و المستخلص من الوراثة التقليدية (الكلاسيكية) الذى صور مابقا على أنه حبيبة كرية منفصلة تورث على نحو مندلى ، وبين و الجين العامل و الذي يمكن تعريفه فقط على أنه أصغر جزء من الخيط الجينى الذى يمكن بيان أنه مرتبط باستمرار بحدوث تأثير وراثى معين و وهذا التعريف لا يقرر سوى أن للجين خواص ، ونكون أقرب ما نكون من هذا التعريف فى الحالة التي يعتبر الجين وحدة للنشاط الفسيولوجي و فاذا صع هذا ، في الحالة التي يعتبر الجين وحدة للنشاط الفسيولوجي و فاذا صع هذا ، الى عناصر للاتحادات الجديدة ، وعناصر للطفور ولكنا ما زلنا ننتظر ما اذا كان الجن أو وحيداته يفصلها عن ألجينات المجاورة فواصل محددة وكان الجن أو وحيداته يفصلها عن ألجينات المجاورة فواصل محددة و

وقد يشبير التركيب الشريطى لكروموسومات الغدد اللمابية الى أن هذاصحيح ولكن الأمر لا يمدو أن يكون اقتراحا فقط •

وأمام بلوغ هذه الدرجة من الصعوبة في تعريف الجين تعريفا دقيقا فاننا نصادف صعوبة مماثلة في اعطاء أي تعريف للطفرة الجينية وحيث الاتعريف الأخيرة يغترض قبلا تعريف الأول لأنه لا يمكننا ادراك وجود الجين الا عن طريق صورته الطافرة وهذا الكلام يشمل نوعا من التعليل الحلقي الذي لا ينتهي والمعروف تجريبيا أن الطفرات تشمل مجموعة مختلطة منالتغيرات الوراثية وواضح أن البعض هو تغيرات كروموسومية والبعض الآخرطفرات تعبيرية (أي تأثيرات الموضع) بينما البعض الآخر لا يعطى أي دليل على أنه مصحوب بظواهر خارج الجين فهل تعزى المجموعة الاخيرة الى تغيرات داخل الجين (طفور تحولي أو طفرات موقعية) أم لا وهذا أمر سيظل موضح

حجم الجــــين

يتضمن أى اعتبار لأبعاد حجم الجين أن له حدودا معينة • وفي غياب البيانات الحاسمة عن الطبيعة الكيميائية للجين وبالإضافة الى عدم الاتساق الذى صادفناه فى تعريف الجين • فان تقديرات تحديد حجم الجين لا تزيد على أنها مجرد تمرينات عقلية ، ولا سيما وأن العقيدة الكلاسيكية عن الجين الحبيبي بدأت تتهاوى تدريجا أمام فكرة أكثر تفككا فى ادراكها تعترف ، من ناحية ، بوحيدات للاتحادات الجديدة وللطفور المستقل • ومن ناحية أخرى ، تعترف بالعمل المشترك بين الجينات المتجاورة • ولهذا فان العقيدة عن الجين فى الوقت الحاضر هى عن الوظيفة والسلوك أكثر منها عن التركيب البنائى •

على أن هناك دراسات معينة عبورية واشعاعية تميل الى وضع حد أعلى و لحجم ، الجين • وهذه القيم لها أهمية فقط اذا اعتبرت فى حدود اطار الرجوع الى طرق التكنيك التى أدت اليها ، وتظهر الصعاب اذا توسعنا فى استعمال هذه القيم • فمن حيث العبور ، فأن الجينات التى يبتعد بعضها عن بعض ١٠٠ أنجستروم يمكن فصلها اذا كان التكنيك يسمح باكتشاف عبور

واحد في كل ٩٠٠ من الأفراد (بونتكورفو ١٩٥٢) • وقد دفع بنزر (١٩٥٥) كما ذكرنا ، حجم وحدة الاتحادات الجديدة الى حدود أقل • واذا فرضنا ان الجين يشغل آلحد السابق وهو ١٠٠ أنجستروم أو أقل , فأن تقدير الحجم يكون في اتفاق معقول مع التقديرات المستقلة التي قام بها تيموفيف ـ رسوفسكي ودلبروك (١٩٣٥) ولي (١٩٥٥) من تجارب و حجم الهدف ، الاشعاعية , ولكنها أقل بعدة درجات من التقديرات الأخرى • فعلى أساس أربعة جينات واقعة في طول محدود من كروموسوم الغدة اللعابية قد استخلص هولر (١٩٤٧) أن لهذه الجيئات متوسطا للطول يبلغ ١٢٥٠ أنجستروما ، بينما يعتبر بونتكورفو أن ٤٥٠٠ أنجستروم هي قيمة تقريبية لحجم الجين في اسبرجللس نيديولانز ٠ ويحاجي لي في أنه من المكن المساواة بين حجم الهدف الاشعاعي (المبنى على مقاييس وقف النشاط) وبين حجم الجين وأنه يقع بين ٢٠٠٣ الى ٢٠٠٥ مللي ميكرون مكعب (أي كرة قطرها من ٢٠ الى ٦٠ انجستروما) بينما أن تقدير دلبروك يدل على أن حجم الجين يقرب مقداره من حجم ١٠٠٠ ذرة ٠ وتفترض هذه الحسابات أن أي تغيير داخل هذا الحجم يؤدي الى الطغور ولكن حيث أن ظـروفا غـــير الاشعـــاع المستعمل يمكن أن تفر معدل الطفور فان حجم الجين لابد أن يتذبذب تبعا لذلك • ولهذا فأن طريقة الهدف في حساب حجم الجين موضع للشك (مولر - (11902

واذا قرض أن الحد الأعلى لطول الجين هو من درجة آلاف أو مئات أو حتى عشرات الأنجسترومات فانه يجب , على أساس جزىء DNA أن يشمل عديدا من النويتيدات داخل حدوده ، بالاضافة الى أنواع أخرى من الجزيئات التى قد تدخل فى تركيبه و ومعلوماتنا الكيميائية الحاضرة عن الكروموسوم متقطعة الى درجة لا تسمح باسناد أى معنى دقيق لما تتضمنه المناقشة السابقة من استنتاجات و بالتأكيد لابد وأن المعلومات الوراثية قد وصلت الى حد كاف من الغموض والتضارب ادى بجولد شمدت (١٩٤٦ ، ١٩٥١) الى أن يقترح أن الجين , كتركيب بنائى حبيبى , ليس له وجود و طبقا لنظريته فان الطفرات ، بكل بساطة , لاتخرج عن أنها اعادة تنظيم لأجزاء الكروموسوم خارج الحدود المجهرية وكذلك على مستوى الرؤية المجهرية وأن العلاقات الموضعية داخل الكروموسوم ، على اعتبار أن الكروموسوم كل وظيفى متصل الموضعية داخل الكروموسوم ، على اعتبار أن الكروموسوم كل وظيفى متصل طلى حد كبير على امتداد لبيانات تأثير الموضع التى سنصفها فيما بعد فى هذا

الباب • ولكن دفاعا عن • الجين العامل ، يجب أن نؤكد أن الرأى عنه بكل بساطة يفترض أن الكروموسوم يتميز طوليا الى وحدات ذات طاقات وظيفية مختلفة تتباين تبعا لها الامكانيات المظهرية • وقد بين العبور بوفاء أن هذا صحيع (سترتفانت ١٩٥١ أ) ، ولهذا فأن الجين ، ككيان حبيبى ، غير واضع الحدود والى أن يعرف الكثير عن طبيعته الفيزيائية ـ الكيميائية ، لا يمكن بحثه الا من الناحية الوظيفية دون اجهاد للأدلة الوراثية السيتولوجية الموجودة •

ثبات الجين

سبقت الاشارة الى أن الكروموسوم رغم طبيعته الديناميكية كيان فأقق الثبات يظهر في صورة غير متغيرة كل جيل خلوى تلو الآخر و ويمكن عمل مقياس لهذا الثبات على أساس كروموسومى من دراسة قام بها جايلز (١٩٤٠ ، ١٩٤١) في الترادسكانتيا و لما كان معدل التغيرات التلقائية المرثية في خلايا الأطراف الجذرية يتراوح بين ٢٧ر والى ٨٤٨ في المائة للخلية الواحدة في الترادسكانتيا ، فأنه يمكن القول بأن كروموسوما واحدا من كل الواحدة في الكروموسومات في خلايا الأطراف الجذرية تتساوى في عدم ثباتها أن جميع الكروموسومات في خلايا الأطراف الجذرية تتساوى في عدم ثباتها وهذا مازال يحتاج الى اثبات و

أما في الأبواغ الصغيرة ، فقد وجد أن عدد الكروموسومات في النواة أو على الأقل في الحلية الأمية السابقة لحبوب اللقاح يحدد ، جزئيا درجة الثبات ، وهكذا كان معدل الكروموسومات المفصومة في الأبواغ الصغيرة الأحادية المجموعة ا في كل ١٧٠٠ ، وفي الأبواغ الصغيرة الثنائية المجموعة الناتجة من خلايا أمية رباعية المجموعة في كل ١٠٠٠ ، أما في الأبواغ الناتجة من خلايا أمية ثلاثية فكانت ا في كل ٧٠٠ ولهذا فان التهجين وتعدد المجموعات يقللان من الثبات ، وقد بين نيكولز (١٩٤١) زيادة على ذلك أن زيادة العمر تزيد من عدم الثبات في كروموسومات بذور البصل وأن درجة الزيادة تحت سيطرة التركيب العاملي ،

ومن الممكن على نحو مماثل دراسة ثبات الجين ويمكن اجراء هسذا

والتعبير عنه بنصف حياة الجين ، أى الوقت الذى يعفى لكى يسمح لجين معين باحتمال للطفور قدره ٥٠ فى المائة أو بتعبير معكوس الوقت الذى نتوقع أن يطفر فيه ٥٠٪ من الجينات ويمكن أيضا حساب معدلات الطفور بالنسبة للخلية أو للجيل الواحد للكائن وقد قام مولر (١٩٥٠ أ) بحساب نصف عمر الجين فى الدروسوفلا وأنه فى المتوسط ، من ٣١٠ الى ١٠ من السنين بينما هو فى الانسان ٦١٠ من السنين تقريبا ويمكن أن يعزى الفرق الى قصر وقت الجيل فى الدروسوفلا و وفى الدروسوفلا فيريليس تتفيد مجموعة من الجينات الطفورة بمعدل ٣ ـ ١٤٪ فى الجيل الواحد (ديمرك مجموعة من الجينات الطفورة بمعدل ٣ ـ ١٤٪ فى الجيل الواحد (ديمرك

وربما نكون أكثر فهما للفروق اذا اعتبرناها على أساس الحلية أوالجاميطة • فغي الذرة ، يطفر الجين R بمعدل ٤٩٢ ، والجين I بمعدل ١٠٦ ٪ والجين S بمعدل واحد، في كل ٦١٠ من الجاميطات، والجين Wx لم يطفسن بتاتا في ١٥٥× ٦١٠ مَن الجاميطات (ستادلر ١٩٤٢) • وفي الدروسوفلا ميلانوجاستر ، يتوقف معدل الطفرات الميتة المرتبطة بالجنس على السلالة المختبرة ، فكان المعدل في سلالة فلوريدا ١٠٩٪ ونزل الى ١٠٠٧٪ في سلالة أوريجون لل (بلاو ١٩٤١) • غير أن هذه الممدلات تكون مضللة جدا لو أنها اعتبرت للمعدل العام للطفور ، حيث انها محسوبة على أساس الطفرات التي يمكن اكتشافها بسهولة ٠ ويعرف من دراسات الدروسوفلا أن معدل الطفرات المرثية , بالمقارنة مع معدل الطفرات الميتة المرتبطة بالجنس ، أقل بحوالي من خمس الي عشر مرات • وأن الطفرات السائدة الميتة أقل من ذلك قليلا • وأن الطفرات الضارة (الطفرات غير المرئية والتي تؤثر على الحيوية) أكثر بحوالي خمس مرات ٠ وقد قدر مولر (١٩٥٠) ، على أساس أن عدد الجينات الموجودة بالدروسوفلا هو من ٥٠٠٠ الى ١٠٠٠٠ جين ، أن جاميطة من كل ٢٠ تحتوي على طفرة جديدة وهو رقم عال يثير الدهشة ٠ وفي الانسان قد تحتوي جاميطة من كل عشر جاميطات على طفرة جديدة ٠ وبتقييم جميم الدراسات الجينية يقدر متوسط معدل الطفور للجن على أنه واحد في كل ٦١٠ للخلية في الجيل في الكائنات الراقية ٠

ويمكن تقييم ثبات الجينات على أساس معدلات الطفور التلقائي بدقة أكبر في الكائنات الدقيقة ، وذلك بسبب الأعداد الكبيرة من الخلايا التي يمكن استخدامها • والطريقة المعادة هي زرع سلالة ذات نقص اغتذائي

يحكمه جين في أطباق بها بيئة لا تساعد على النمو ، مع تحديد معدل الطفور من عدد الخلايا التي تطفر الى حالة استقلال الاغتذاء • وتتضمن هسنه الطريقة بعض الاحتمالات للخطأ حيث انه ليس من الضروري أن تكون جميع الارتدادات نتيجة لطفور الجين موضع الاختبار فمثلا قد تكون هذه الحالات نتيجة طفرات لجين كابت في موقع آخر يسمح باستقلال الاغتذاء (جايلز 1901 ، جايلز ودي سريز وبارتريدج 1900) •

ومع ذلك فان النتائج (جدولي ١٢ _ ١ و ١٢ _ ٢) تسمح بمقارنة جينات مختلفة وكذلك بمقارنة أليلات مختلفة لموقع واحد نتج كل منها مستقلا عن الآخر ٠ وتعطى طوافر عوز الاينوسيتول في النيوروسبورا معسدلات متباينة للطفور التلقائي , كما أن استجاباتها لجرعة مطفرة من أشعة ما فوق البنفسجي كانت مختلفة ، فلم يعط الطافر رقم ٤٦٨٠٢ ارتدادات تلقائية أو مستحدثة وذلك مم استبعاد وجود تفيرات كروموسومية نتيجة لدواسك العبور ٠ أما طوافر اشيريشيا كولاى (جدول ١٢ - ٢) فهي عالية الثبات غير أن الطفور في كل سلالة مميز عن الباقين وعند اختبار عدد من الطوافر المختلفة للارتداد عن طريق عوامل مطفرة (جدول ١٢ – ٣) ، اتضبع أنها لا تختلف فقط فيما بينها بل ان استجاباتها للعوامل المطفرة المختلفة لا يتبع طابعا ثابتا • فكل طفرة لها استجاباتها الخاصة الميزة لها تحت أية مجبوعة معينة من الظروف , يتجاوب كل منها على نحو مختلف عن الآخر • ومن ما في الخلية وهو الذي تستجيب له الجينات بالطفول • وأن الجينات المختلفة تتجارب بطرق مختلفة للاضطرابات الخلوية التي تحدثها المطفرات والتغيرات الخلوية قد تكون تلقائية كما قد تكون مستحدثة وبذلك يمكن تفسير المدلات التلقائية للطفور •

ولا تنبئنا البيانات المدرجة بماليه سوى أن الجينات ، تحت أى مجموعة معينة من الظروف ، يتجاوب كل منها على نحو مختلف عن الآخر ، ومن الصعب تفسير سبب ذلك ، وقد نوقش هذا الموضوع من الوجهة الديناميكية الحرارية للتغير الكيميائى (ماكلروى وسوانسون ١٩٥١ ، بلوم ١٩٥٥) ، ولكن الى أن يعرف التركيب البنائى للجين فان كل تعليقات تفسيرية لاتزيد على أنها تكهنات ،

غير أنه مما يسترعى الاهتمام أن نلاحظ أن الطوافر r العسديدة

جسلول ۱۲ ـ ۱

معدل الارتدادات التلقائية والمستحدثة بأشعة ما فوق البنفسجي لطوافي عوز الاينوسيتول في نيوروسبوراكراسا (عن جايلز ١٩٥١) •

ى كل ٦١٠ من الكونيديات الحية	AILE S.	
مستحدثة بأشعة UV	تلقائية	رقم الطافر
۰ر۱۰	۱۳۰۱۳	778.1
۷٫۳	٠,٠	441.4
٩٠٠	۱۰۰	721
٣٠٠	٥٢٠٠٠	27417
۱ر٠	٠,٠	۸۹٦٠١
٠٫٠	٠٠٠	7.473

جسدول ۱۲ – ۲ معدل الارتداد التلقائي في تجارب مختلفة لأربعة طوافر اغتدائية في اشيريشيا كولاي (عن ديمرك ١٩٥٥) •

try - 6	Ieu - 6	ar - 2	Ieu - 1	جسرب
۰۰دع	۸۳	۳٤ر٠	۸۰۰	\
٥٣٠٧	۹٥ر۱	۱۲ر۰ ۲۰ ۲۰		۲
۰۰ر۷	۲٥٦	٤٣٠ •	ه٠ر٠	٣
۲٥ر٧	٤٧د١	۰٤٠	۸۰۰۰	٤
٦٦٦	۱۰۰۹	۲۲ر٠	٤٠ر٠	٥
۲۱ر٤	٧١٠٢	۰۵۰	۰۰۸	٦
۴۰ره	۱۶۷۷	٤٤ر ٠	۲۰۰۰	٧
٥٤ر٤	۳٥ر ۱	۳٥٠٠	۲۰۲۰	٨
۱٦ره	۸٦٠٠		۲۰۰۲	٩
۱ ۲ره	۲٤ر۱	۳۷د۰	٧٠٠٠	المتوسيط

جسلول ۱۲ ـ ۳

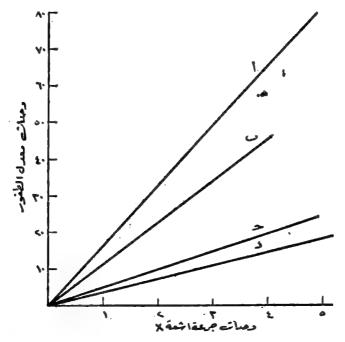
معدل الارتداد لتسعة طوافر اغتدائية في اشيريشيا كولاى مرتبة تصاعديا للطفور عند تعريضها لكل من كلورور المانجنوز وأشعة ما فوق البنفسجي وأشعة -X (ديمرك ١٩٥٥) .

Х _	اشعة ما فوق البنفسجي اشعة ــ X		كلورور المانجنوز		
طفرات/۸۱۰	الجين	طفرات/ ۸۱۰	الجين	طفرات/ ۸۱۰	الجين
17	leu - 2	**	hi - 1	11	phe - 1
37	hi - 1	1	phe - 1	37	leu - 2
٥٤	ar - 2	٤٤٠	ar - 2	75	ar - 3
117	try - 3	17	leu - 2	171	hi - 1
878	ar - 3	14	try - 3	££A	try - 2
117.	try - 2	711.	try - 5	1.0.	leu - 3
144-	lou - 3	٤٦٠٠	ar - 3	177.	ar - 2
1075	try - 5	74	leu - 3	1.4.	try - 3
127	phe - 1	1.4	try - 2	18	try - 5

فى البكتريوفاج (بنزر ١٩٥٥) غير أليلية من حيث أنه يمكن حدوث اتحادات جديدة فيما بينها ، مما يدل على أن الموقع الواحد يصبح أن يحتوى على مراكز عديدة يمكن أن تحدث طفرة بها ، والمفروض أن لكل منها معدله المخاص به للتغير التلقائي وللتغير المستحدث • والمثل الوحيد في الكائنات الراقية لمثل هذا العدد الهائل من الاليلات في مواقع المفروض أنها مفردة ، مي عوامل العقم الذاتي المعروف وجودها في كائنات كالنيكوتيانا والترادسكانتيا والبرسيم والاونوثيرا • وقد وجد في صنف واحد من البرسيم ما يقرب من وبالتاكيد لابد وأن تكون مثل هذه المواقع مركبة ولكنها تشير كذلك الى أن تغيرات كيميائية صغيرة هي أساس عملية الطفور •

وطبعا يمكن أن يتأثر ثبات الجين بالاشعاعات والمواد الكيميائية المختلفة كما يتبين من جدول ١٢ ـ ٣ ° والأعداد الهائلة من البحوث التي أجريت في هذا الميدان والتي قام باستعراضها حديثاً مولر (١٩٥٤ ا ، ب) وراسل (١٩٥٤) ولي (١٩٥٥) وسوانسون وستادلر (١٩٥٥) وتسلا وهولاندر

(1900) وغيرهم ، لايمكن هنا الا أن نلمسها باختصار ، وفيما يتعلق بالاشعاعات المؤينة يتغير معدل الطفور طولياً مع مقدار الجرعة (شكل ١٢ ــ ٥) مع فروق كمية بسيطة وجدت في حالة الاشعاعات التي تختلف في كثافة التأين ، وحيثما وجدت انحرافات عن العلاقة الطولية ، كماهي الحال في الطفرات المبيتة المرتبطة بالجنس الناتجة في ذكور الدروسوفلا ميلانوجاستر المسععة من ٧ الى ٩ أيام قبيل الاختبار (مولر وهرسكوويتز وابراهامسون واوستر ١٩٥٤) أمكن تفسير الفروق عادة على أساس وجود نوع من عمليات الاختيار ، ونتيجة لذلك فسرت العلاقة الطولية بأنها تدل على أن كل طفرة قد نشأت عن اصابة مفردة أي مرور مسار تأين مفرد خلال جيزء حساس من الكروموسوم ، أما عن الطفرات ، ومعظمها لم يحلل

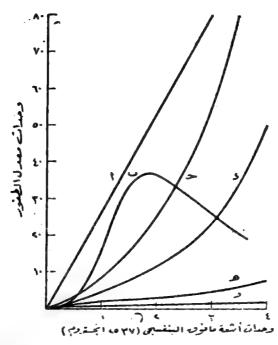


شكل ۱۲ ـ • : علاقة معدل الطفور بجرعة أشعة آل (أ) طوافر مورفولوجية في الفطر اسبرجللس تريوس • المدل بالنسبة المثوية للطوافر بني الأحياء ، وحدة الجرعة ٠٣٤٠٠٠ رونتجن (سوأنسون وهولاندر وكاوفعان ١٩٤٨) • (ب) و (ج) الطفور الارتدادى في سلالتينلوز الاينوسيتول (ب) سلالة رقم ٢٩٢٠١ ج ، سلالة رقم ٢٩٦٠١) في نيوروسبورا كراسا • المدل بعد الطفرات في كل ١٠٠٠ من الاحياء ، ووحدة الجرعة ١٠٠٠٠ رونتجن (جايلز ١٩٥١) (د) الطفرات المرتبطة بالجنس في الدروسوفلا ميلانوجاستر على درجة ٢٧٠ مشوية المصدل بالنسبة المطفرات في النسل من ذكور مضعة ، وحدة الجرعة ١٠٠٠ رونتجن •

من حيث نشأتها ، فانها تتألف من خليط من الطرز الناتجة من تغيرات خارج الجن وأخرى داخل الجين ، وهي لذلك لا تعطينا الا قليلا من المعلومات التي تتصل مباشرة بتأثير الاشعاع على الثبات الجينى ، ويناقش مولر (١٩٥٤ ، ١) بقوة مؤيدا الفكرة القائلة بأن الاشعاعات تغير بوضوح الثبات الجينى المداخلي ، في حين يأخذ ستادلر بوجهة النظر المعارضة بعدم وجود دليل قاطع يشير الى تعديل تجريبي لمعدلات الطفور ، بالمعنى الضيق للطفرة على أنها تغير داخلي في الجين ،

ويتبع معدل الطفور في حالة أشعة ما فوق البنفسجي (يستعمل عموما لهذا الغرض طول الموجة ٢٥٣٧ أنجستروما) ، علاقة تنحرف بصفة عامة كثيرًا عن العلاقة الطولية (شكل ١٢ ـ ٦) , ويشير الصعود الأسي للمنحني عند الجرعات المنخفضة والتي تختلف قوته باختلاف الكاثن ، والطفرة موضع البحث , والمعاملات المختلفة المصاحبة (تسلا وهولاندر ١٩٥٥ , بومبرو أتوود ١٩٥٥) ، إلى أنه يجب أن تمتص عدة فوتونات من أشعة ما فوق البنغسجي داخل أحد المراكز الحساسة لكي تحدث طفرة • ومن الصعب تفسير هبوط المنجني عند الجرعات المرتفعة , حيث أنها قد تعنى وجود عدم تجانس بين خلايا متباينة الحساسية اما في قدرتها على الحياة أو في الطفور • وربما تكون الخلايا التي حدث بها طفور عند الجرعات المنخفضة أقل قدرة من الحلايا التي لم تطفر على تحمل تمريض اضافى ، وهكذا ينخفض معدل الطفور بشدة بين الخلايا الباقية على الحياة • وقد بين ماركرت (١٩٥٣) أن اختلاف الصبغة مى الخلايا قد يخدم في حجب الاشماعات المؤثرة ويمكن أن يعطى نفس النتائج • كما أنه عند استعمال أشعة ما فوق البنفسجي على الكاثنات الراقية فان مشاكل النفاذ وتباين الامتصاص تظهران على النحو الذي يجعل المنى الكمى للنتائج مشكوكا فيه (سوانسون وستادلر ١٩٥٥) ٠

ويمكن أن تؤثر أيضا أنواع شتى من المواد الكيميائية على الثبات الجينى (اورباخ ١٩٥١، ديمركوهانسون ١٩٥١، جنسن وكيرك وكمارك ووسترجاده (١٩٥١) والكيماويات الفعالة من أنواع متباينة ، ولا توجد أية اشسارة فى تركيبها أو فى طريقة ودرجة تفاعلها ، تدل على السبب فى أن تكون هذه الكيماويات بالذات مطفرة فى الوقت الذى تكون فيه غيرها غير مطفر ، وتشمل هذه المواد الفعالة مركبات متنوعة كاليوريثان والفينول وغاز الخردل وفوف اكاسيد من أنواع مختلفة وكلورور المانجانوز ، ولم يتحقق للآن الامل المعقود



شكل 17-7: علاقة معدل الطنور بجرعة أشعة ما فوق البنفسجى (107 أبجستروما) معدل الطنور من الحساسية للاستربتوميسين الى مقاومته فى السلالة 107 فى اشريشيا كولاى • المعدل مقدر بعدد الطوافر ، فى كل 107 × 111 من الأحياء • وحدة الجرعة 101 أرج مرح (دعوك 101) • (ب) معدل الطفرات المورفولوجية فى الغطر ، اسبرجللس تريوس • المعدل مقدر بالنسبة المثوية للطوافر من بين الأحياء • وحدة الجرعة 107 أرج مرح (سوانسون 107) المدل (ج.) الى (و) معدلات الطفور الارتدادى فى أربع سلالات لموز الانيوسيتول (ج. ، رقم 107 × م ، رقم 107 • و ، رقم 107) فى نيوروسبورا كراسا • المدلمقدر بعدد الطفرات فى كل 117 من الأحياء • وحدة الجرعة 107 الحج م 107 •

على أن مادة كيميائية معينة تحدث طفرة وراثية معينة • وكما يمكن تصوره فأن النواحى الكمية لعمليات الطفور الكيميائي ، فيما يتصل بالفترات والتركيزات ودرجات الحرارة ، ليست معروفة جيدا بالدرجة التي تعرف بها هذه النواحي فيما يختص بالاشعاعات • ومع ذلك فأن جدول ١٢ ـ ٤ يعطى بعض الدلائل عن الكيفية التي تؤثر بها هذه العدوامل الثلاثة على احداث الطفرات المورفولوجية في الفطر اسبرجللس تيريوس باستخدام الحردل النيتروجيني ، وواضح أن معدل الطفور يرتفع بارتفاع درجة الحرارة وأما العلاقة مم فترة التعريض والتركيز فليست في مثل هذا الوضوح •

ونقطة أخيرة سنبحثها فيما يتعلق بالطفرات المستحدثة ، وهي أنالطفرات المستحدثة لا تظهر جميعها مباشرة فالبعض قد يتأخر ظهوره ، وقد يشمل

جسلول ۱۲ ـ ٤

تاثیر الخردل النیتروجینی (ثنائی بیتا کلوروایثیل) (امین ـ ید کل) علی معمل الطفرات الموروفولوجیة فی اسبرجللس تیریوس عند تباین ترکیزات الطفر وفترة التعریض ودرجة الخرارة حوالی ۳۰۰ معمؤول لکل معاملة .

	ة التعريض التركيز
- ચંધા	بالساعة في المادّ
	1
	۲
۱ر۰	۳ اد۰
	7
	1
	۲
٠٠٠	۳ ۱۰ر۰
	٦
	1
	۲
٠,٠	۳ ۲۰۰۰ر
	٦

التأخير عددا قليلا أو كثيرا من الأجيال الحلوية • ويمكن بيان هذا عمليا في أحسن صورة في حالة الكائنات الدقيقة (ديمرك ١٩٤٦ ، ١٩٥٥ ، ١٩٥٥) ، ولكن كان أول ما تبين بوضوح في الدروسوفلا عقب التعريض لغاز الحردل (اورباخ ١٩٥١) • وقد فسرت هذه النتائج بأنها دليل على أن الجين بعد تعرضه لعامل مطفر يمكن أن يوجد على حالة غير مستقرة أو منشطة ، وأنه لابد من وقوع حدث آخر اما ليرجعه الى حالته الطبيعية واما لينقله الى حالة

طافرة مميزة • وقد بحث ماكلروى وسوانسون (١٩٥١) هذا الموضوع ، ويوافق عملهما ما وجد من نتائج مماثلة فيما يتعلق بالتغيرات الكروموسومية عقب التعريض لأشعة ما تحت الأحمر وأشعة - ١٤ (سـوانسون وبوسـت عقب العرف شيء عن طبيعة الحالات غير المستقرة سسواء الجينية أو الكروموسومية •

الطفرات الجينية والتغيرات الكروموسومية

ويبرز التوازى الموجود بين الثبات الكروموسومى والثبات الجينى ، كما ينعكس من معدلات الانفصام ومعدلات الطفور ، مشكلة وجود أو عدم وجود علاقة سببية بين الطفرات والتغيرات ، حيث أن هذه العلاقة تظهر بوضوح فى كثير من الحالات ، ولكن الشك وعدم اليقين يسودان فى حالات أخرى ،

وكما أشرنا سابقاً , اتخذ جولدشمدت الموقف الايجابي في أن الطفرات هي تنظيمات جديدة للكروماتين وأنها تحدث دائما عن طريق الانفصام • ومن ناحية أخرى أعتبر معظم باحثى الوراثة أن الطفرة الموقعية ، والتم تعرف على أنها تغير داخلي في الجزيء في الجين دون أي تنظيم جديد في الكروماتين هى قسم حقيقى من التغيرات الوراثية ٠ غير أن الكشيرين قد أكدوا أن الطفرات الموقعية تؤلف الحصيلة الباقية من التغيرات الوراثية التي لا يمكن فيها اكتشاف تغيرات مرثية في الكروموسوم (ستادلر ١٩٥٤) • وهنا تفرض قوة اظهار المجهر حدا عرفيا بين الطفرات الموقعية من ناحية والطفرات الكروموسومية من ناحية أخرى ، وذلك رغم أن التغيرات في طوابع الارتباط والعبور تهييء وسائل اضافية للتمييز بين المجموعتين • ولكن ، كما يشير ستادلر ، فانه لا يمكن لاى اختبار أن يميز بطريقة مؤكدة تغيرا داخليا في الجزىء في الجين • ومن أقوى الأدلة على وقوع الطفرات الموقعية قابليتها للارتداد • والحجة في ذلك أنه من غير المحتمل امكان اعادة غرس ما يلقى به خارج الكروموسوم ، في صورة أجزاء كروماتينية دقيقة تحت مجهرية ، بنفس الحال عند ارتداد الطفرة الى الحالة العادية • ولكن ، حتى وجهة النظر هذه تفقد معناها اذا اعتبرنا التعبير الجيني ظاهرة متغيرة (ماكلنتوك ١٩٥١ ، ١٩٥٣) ٠

وفيما يلى سنجرى موازاة بين استحداث الطفرات واستحداث التغيرات

الكروموسومية مع ذكر الفروق التي لوحظت • وقائمة الحالات المقدمة ليست كاملة باية حال • والغرض من عمل الموازاة هو مجرد بيان تعقيد الموضوع وليس المقصود تقديم وجهة نظر معينة أو تقديم أقتراح بأن الطفرات تعينى الى نظام خاص عامل واحد في الخلية •

الحسرادة

وقد وجد عامل مقداره خبسة لكل زيادة عشر درجات في الحرارة اى الح ١٠ = ٥ للطفرات المرتبطة بالجنس في الدروسوفلا ميلانوجاستر (بهلاو ١٩٤١) و وهذا يدل على أن الطفور ليس تغيرا كيميائيا بسيطا يتبع قانون فانتهوف ومن المعقول أن نغرض أن المادة الوراثية في الحلية يتوافر لها الوقاية ضد أي تفاعل كيميائي يمكن أن يجرى في محلول مائي بسهولة أكثر ، وأن الطفرات تتضمن تفاعلات أشد تعقيدا وربما يتخللها توسيط مطفرات خلوية ، وأنها ليست نتيجه تأثير قوى حركية كيميائية بسيطة وقد بين بلاو ، مستعملا كلا من الحرارتين المرتفعة والمنخفضة على اليرقات عند الوقت المفروض أن يجرى فيه العبور ، أن الهزات الحرارية تحدث أيضا زيادة في معدل الطفرات المهيتة المرتبطة بالجنس ، غير أن الانتقالات قد فشئلت في اطهار زيادات مماثلة ، كما بين ساكس (١٩٣٧) في الترادسكانتيا أن درجات الحرارة المرتفعة تحدث تغيرات كروموسومية على نفس النحو الذي يحدث في حالة أشعة - X ،

تقسلم العمسر

أظهرت البذور وحبوب اللقاح التي تركت لتعمر بعض الزمن معدلات أعلى للطفور عن المعدلات التي توجد في المواد المماثلة لها في التركيب الوراثي والتي لم تعمر (كارتلدج وبليكزلي ١٩٣٤) وهي مشاهدة تتفق وتواذي الدراسات التي أجريت على التغيرات الكروموسومية (نيكولز ١٩٤٢) .

اشعة ما فوق البنفسجي

وتظهر كل من معـــدلات الطغور والتغيرات اعتمادا وارتباطا مماثلا مـــع طول الموجة (سوانسون وستادلر ١٩٥٥ ، كيربي ــ سميث وكريج ١٩٥٥). ولكن بينما تظهر التفيرات علاقة مستقيمة بالجرعة (سوانسون ١٩٤٢ ج) تظهر الطفرات باستمرار علاقة غير مستقيمة بالنسبة لها (هولاندر وايمونز ١٩٤١ , بومبر وآتوود ١٩٥٥) •

اشعة _ X

تظهر كثير من أنواع الطفرات ، وفي مجموعة واسعة من متنوع الكائنات، علاقة مستقيمة لمعدلاتها بالجرعة ومستقلة عن كثافة الاشعاع (مولر ١٩٥٤) وحيثما وجد حيود عن علاقة الخطالمستقيم (مولر وهرسكوويتز وأبراهامسون وأوستر ١٩٥٤) يتضع وجود نظام انتفائي يكون مسئولا عن الانحراف والمعتقد أن علاقة الانفصامات بالجرعة مستقيمة ومستقلة عن كثافة الاشعاع ، ولكن التغيرات تظهر حيودا عن الخط المستقيم على أساس طبيعتها من حيث انها من طراز الاصابة الواحدة أو الاصابتين ، أي ان الاقتضابات الكروماتيدية البسيطة تظهر علاقة مستقيمة لكونها من احداث الاصابة الواحدة بينما لا النسيطة تظهر علاقة مستقيمة لكونها من احداث الاصابة الواحدة بينما لا المنتقالات ، وهي نتيجة انفصامين ، هذه العلاقة (لي ١٩٥٥ ، كاوفمان الماين الناتج من الاشعاع فيما بين أشعة - للا وأشعة جاما (مولر ١٩٥٠) ولكن التغيرات ، بكل وضوح ، ليست مستقلة عنها (كيربي حسيث ودانيالز ١٩٥٣ ، صوانسون ١٩٥٥) و

النيسوترونات

الطفرات والتغيرات كلتاهما مستقيمة العلاقة بالجرعة (جايلز ١٩٤٠ ب، ١٩٤٣) ولكن الكفاءة البيولوجية النسبية للنيوترونات بمقارنتها مسع أشعة -X، محسوبة على اساس مكافئ، رونتجن الفيزيائي، يظهر أنها تختلف للطفرات عنها للتغيرات وعلى الرغم من أن الأوجه الكمية للموضوع لا تزال تعلوها بعض السحب بسبب الصعوبات الناشئة من طبيعة النيوترونات عند قياس جرعاتها ويظهر أن للنيوترونات كفاءة نسبية أكبر من التي لأشعة -X في انتاج التغيرات (كونجر ١٩٥٤ أ، ب كونجر وجايلز ١٩٥٠ لويس ١٩٥٤ ، وفي انتاج الطفرات لويس ١٩٥٤ ، مولر ١٩٥٤ أ، بيكر و فون هالا ١٩٥٤ ، أتوود و موكاى (ميكي ١٩٥٤) ولكن حيث أن هذه الطفرات ، في معظم الحالات ، تبقى دون تحليل من حيث تركيبها ، فان الشك لابد وأن يشوب معنوية هذه الفروق المشاهدة ٠

الاشعاعات المجتمعة

في حالة اجتماع المعاملة بأشعة - X مع أشعة ما تحت الأحمر الدنيا تتحقق بسهولة زيادة في معدل التغيرات (كاوفمان وهولاندر وجاى ١٩٤٦ ، كاوفمان ١٩٥٥ . سوانسون ١٩٤٩ ، يوست ١٩٥١) • غير أن معدل الطفيرات المرتبطة بالجنس والميتات الزائدة لا تزيد في الدروسوفلا ميلانوجاستر ، بينما تزيد معدلات الطفرات المورفولوجية في الاسبرجللس تيريوس (سوانسون وكاوفمان وهولاندر ١٩٤٩) • وتحصل على انخفاض في معدلات التغيرات عند اجتماع المعاملة بأشعة ما فوق البنفسجي (٢٥٣٧ أنجستروما) مع أشعة أبلغ عن حالات للزيادة (سوانسون ١٩٥٢) وحالات للنقصان (نيوكومب أبلغ عن حالات للزيادة (سوانسون ١٩٥٢) وحالات للنقصان (نيوكومب وماك كريجور ١٩٥٤) • وتدل تأثيرات الأكسجين والكيماويات المختلفة عند اجتماعها مع أشعة - X على أن الأنظمة المؤكسدة تحكم ، جزئيا ، انتساج كل من التغيرات والطفرات دون انتقاء واضح بينهما •

المواد الكيماوية

بالرغم من وجود درجة كبيرة من النوعية تدخل فى فاعلية وتأثسير أية مادة كيميائية على نوع معين ، فان المطفرات الكيميائية ، بصفة عامة ، التى تحدث تغيرات كروموسومية تحدث أيضا طفرات • ألا أن أشعة - كلا تحدث تغيرات أكثر بكثير مما ينتجه الحردل والداى ابوكسيد ومركبات الترياذين وذلك عند استعمال الطغرات الميتة المرتبطة بالجنس أساسيا للمقارنة (أورباخ ١٩٥١ ، فهمى وبيرد ١٩٥٣) • ويشير التأثير الميت الضئيل جدا لكلورور المنجانوز (Mn Clz) بالمقارنة مع كفاءته كعطفر فى اشيريشيا كولاى الى أنه قد لا يحدث شيئا من التغيرات أو قليلا منها (ديمرك وهانسن ١٩٥١) •

المحورات الجينية

يتسبب جين « اللزوجة » في الذرة في زيادة كل من التغييرات والطفرات (بيدل ١٩٣٢) • وهذا صحيح أيضا ولكن على وجه مختلف نوعا للمركب Ac-Ds في الذرة أيضا (ماكلنتوك ١٩٥١)

وفى الحقيقة , تعرف سلسلة متدرجة من أنظمة Ac-Ds يعطى بعضها زيادة فى معدل الطفور ويؤثر قليلا فى معدل التغيرات بينما البعض الآخر يؤثر على كليهما • وهناك محورات نوعية مثل الموقع Dt فى الذرة الذي يزيد من معدل طفور الموقع a₁ (رودز ١٩٤١) ليس له تأثير على معدل التغيرات •

ورغم جزئية الحصر السابق فانه يدل على أن معظم العوامل التي تزيد من معدل التغيرات أيضاً ترفع من معدل الطفرات • غير أنه مع ذلك يظل باقيا دون تفسير ما يكفى للاشارة الى أن كثيرا من الطفرات لا يرتبط بالضرورة مع التغيرات الكروموسومية ولربما تكون من نوع داخلي في الجين •

فالطفريات المبيتة المرتبطة بالجنس ، مثلا ، غير متجانسة الأصل . حتى في حالة الحصول عليها تلقائيا • فالبعض يرتبط بتنظيمات جديدة مرثية والبعض الآخر ليس كذلك (مولر ١٩٥٤) • وتظهر ، كالطفــرات المرثية , علاقة مستقيمة مم الجرعة ومستقلة عن كثافة الاشعاع وعن تجزئته وعن طول موجته فيما بين أشعة جاما وأشعة -X الخفيفة · ومن بين ٨٧ طفرة مميتة استحدثت في الدروسوفلا نتيجة جرعة ٣٠٠٠ رونتجن ، يقدر لي (١٩٥٥ ، لى وكاتشسايد ١٩٤٥) أن ٣٠ منها ترتبط بتغيرات تركيبية كبرة و ١٨ منها باقتضابات ضئيلة و ٣٩ منها غير مصحوبة بتغيرات سيتولوجية يمكن اكتشافها ويحسب لى بعد ذلك أن ٢٨ من التسم والثلاثين الأخيرة نتيجة أضرار تسببها الانفصامات التي تلتحم ارتداديا دون تغير ملحوظ في التركيب، بينما يمكن اعتبار الاحدى عشرة الباقية على أنها انقلابات ضئيلة تمر دون اكتشاف حتى في كروموسومات الغدد اللعابية • وعلى هذا الأساس , تكون جميع الطفرات الميتة المرتبطة بالجنس ذات علاقة بالانفصامات • ويدعم هذا ديمرك (١٩٣٧) الذي وجد أن ٩٠٪ من مثل هذه الطفرات الميتة تقع عند نقط انفصامات التنظيمات الجديدة أو بالقرب منها , بينما لم يمكن آخرون عن طريق العبور ، فصل الطفرات الميتة عن التنظيمات الجديدة (هرسكو ــ ويتز ١٩٤٦ ، ١٩٥١) ٠ غير أن هرسكوويتز (١٩٥١) يستخلص ، على أساس حسابات أخرى ، أن ٦ر٠ من الطفرات الميتة غير المرتبطة بانفصامات قد نتجت من ١٠٠٠ رونتجن بالمقارنة مع ٣ر٢ مميتات مرتبطة بالانفصام في صورة أو أخرى ٠

وقد حللت مجموعة من الطفرات المستحدثة عند الموقع Az في الذرة

تحليلا دقيقا • والظاهر أنه بينما تسلك الطفرات المستحدثة بأشعة ما فوق البنفسجى كتغيرات موقعية أو دأخلية فى الجين ، فأن الطفرات المستحدثة بأشعة - X كانت دائما مصحوبة بتحورات فى الكلوروفيل وكانت الى جأنب ذلك مميتة للخلية فى الحالة الأصيلة (ستادلر و رومان ١٩٤٨) • وفوق ذلك كله كانت الأغلبية العظمى للتنظيمات الجديدة الكبرى فى الدروسوفلا مميتة فى الحالة الأصيلة مما يدل على حدوث ضرر أو نقص فى المادة الجينية عند نقط الانفصام ولهذا ، فأن موضوع العلاقة بين الطفرات والانفصامات يجب اعتباره مفتوحا رغم أن ارتداد الطفرات الكيموحيوية فى الخلايا الأحادية المجموعة لأنواع الفطر أو البكتريا يساند بقوة وجود تغيرات حقيقية داخل الجين • وذلك رغم الحقيقة فى أنه يمكن لطفرات تأثير الموضع أن ترتد ثانية مع اعادة التنظيم الجديد للكروماتين الى أوضاعه الطبيعية •

تأثــــير الموضــــع

استملت الآراء الأولى عن الجين ، ولا سيما تلك التى تتعلق بطبيعته الحبيبية ، من بيانات العبور ومن الدراسات الاشعاعية ولكن نبع تقديراً عظم للجين ، كوحدة وظيفية للوراثة ، وللكروموسوم كبناء منظم ، من تحليل تأثيرات الموضع وقد تلا اكتشاف هذه الظاهرة بوساطة استرتفانت (١٩٢٥) تحليلات عديدة في الدروسوفلا (لويس ١٩٥٠ ، ١٩٥١ ، ١٩٥١ ، ١٩٥٠ ، ١٩٥٥) ويزداد الأمر (كاتشسايد ١٩٤٧) وفي الذرة (ماكلنتوك ١٩٥١ ، ب) وفي الأونوثيرا وضوحا باستمرار بأن المظهر والمحكوم وراثيا لا يعتمد فقط على الجين نفسه بل على طبيعة الكروماتين المجاور له ولهذا فان الجين ، حتى ولو كان ذا طبيعة حبيبية ، ليس وحدة معزولة تعمل ببساطة مع باقى الجينات ، بل طو يتأثر ايجابيا بهذه الجينات ،

يعرف طرازان عامان لتأثيرات الموضع (لويس ١٩٥٠) • الأول هو الطراز الثابت أو طراز \mathbb{S} ويمثله تفاعل الموقع « عودى \mathbb{S} • والمعروف أن التأثير (عودى) يكون مصحوبا بتكرار للمنطقة \mathbb{S} من الكروموسوم \mathbb{S} في المعروسوفلا ميلانوجاستر • ويمكن الحصول عن طريق العبور غير المتساوى ، على كروموسومات تحوى المنطقة \mathbb{S} مكررة ثلاث مرات ، وهذا المتساوى ، على كروموسومات تحوى المنطقة \mathbb{S}

يسمع بمقارنة تأثيرات أربعة مواقع عودى فى تركيبين مختلفيني • فاذا رمزنا للمنطقة 16 A وعودى بالرمز B وعودى بالرمز وفانه يمكن مقارنة الاناث BB/BB بالاناث BBB/B • وقد وجد أن الحشرات الأخيرة ذات تأثير عودى (عدد مختزل من عديسات العين المركبة) آكشر تطرفا من الأولى •

وفي حالة أخرى , يعطى تركيبان عامليان في الدروسوفلا ميلانوجاستر $\frac{S \text{ ast}^4}{+ \text{ ast}}$ و $\frac{S \text{ ast}^4}{+ \text{ ast}}$ و $\frac{S \text{ ast}}{+ \text{ ast}}$ و $\frac{S \text{ ast}}{+ \text{ ast}}$ و $\frac{S \text{ ast}}{+ \text{ ast}}$ القول عينا أكبر من الثانى • وتصادف نفس الظاهرة عند مقارنة $\frac{S \text{ ast}}{+ + \text{ ast}}$ و $\frac{S \text{ ast}}{+ \text{ ast}}$ و وقد أطلق على هذا الاصطلاح و أليلية الموضع الكاذبة » وهي ليست مؤسسة فقط على الحقيقة بأن المواقع المتجاورة بينها علاقة وظيفية وثيقة , بل أنه يمكن مظهريا تمييز « الطراز المتجاورة بينها علاقة وظيفية وثيقة , بل أنه يمكن مظهريا تمييز « الطراز المتجاورة بينها علاقة وظيفية وثيقة , بل أنه يمكن مظهريا تمييز « الطراز المتجاور كانتها على الكروماتين المجاور •

والطراز _ S من تأثير الموضع طراز ثابت يشبه الناشىء من طفرة حقيقية و وفوق ذلك , فان تحليل الحالة الكروموسومية يبين أن هذا الطراز _ يقتصر دائما على المناطق اليوكروماتينية من الكروموسوم • أما الطراز _ و طراز البرقشة من تأثير الموضع فقد ظهر أنه يرتبط دائما بالمناطق الهتروكروماتينية من الكروموسوم • والتأثير ينبع من أنجينات يوكروماتينية ثابتة تعرض عدم استقرار مظهرى حينما توضع قريبة من أو في داخل الهتروكروماتين • وعدم الاستقرار متغير في تعبيره • ويظهر انه غيرمقصور على نوع معين من الجينات ، وينتج عنه طراز من المواذيكية الجسمية ، وخلافا للطراز _ S الثابت الذي يقتصر على تعبيرات مظهرية مفردة ، فهو منتشر التأثير بحيث ان عددا من الجينات يمكن أن تعرض في نفس الوقت البرقشة • وتدل الحقيقة في أن الجينات اليوكروماتينية يجب أن تصبح في ملامسة الهتروكروماتين ، على أن عادة يجب أن يشملها شذوذ من النوع الني يغير مواضع الجينات •

واثر برقشة الابيض $- 3 \, ^{10} \, \text{W}$ حالة نموذجيسة لتأثير المونسم من الطراز $- \, \text{V}$ في الدروسوفلا ميلانوجاستر $\, ^{\circ} \, \text{ولما كانت هذه الحيالة لتضمن تنظيما جديدا <math>\, ^{\circ} \, \text{ فان الكروموسوم } \, \text{X} \, \text{ lhris.} \, \text{ gent of like in the like in like in the like in like in the like in like in the l$

ويستدل على أن هذه البرقشة ليست نتيجة لطفور بل هي تعبير جيني يختلف من خلية الى أخرى من الواقع بأن نزع الجين منجيرته للهتروكروماتين يعيد له أدامه لوظيفته و ثبيب الله الطبيعيين مادام لا يصحبه هتروكروماتين ويمكن تحت ظروف معينة الوصول الى ذلك عن طريق العبور ، كما تبينه حالة موزايكية و الجنساح المشعر h ، في الدروسوفلا ميلانوجاستر (دوبنين و سيدوروف ١٩٣٥) وتأثير الموضع للموقع -P في الاونوثيرا بلاندينا (كاتشسايد ١٩٤٧) وفي الحالة الأخيرة فان الموقع - P الذي يتصل عمله بطابع الصبغة في السبلات ، يشمله انتقال بحيث يمكن ، عن طريق العبور نزع حسدا الجين من موضعه بالانتقال الى كروموسوم عادى أو المكس وقد مت حوالى ٥٨ عملية نقل للموقع - P الى داخل أو الى خارج الانتقال وكان يظهر طابع البرقشة دائما ، دون استثناء ، في السبلات عندما يكون داخل التنظيم الجديد (الانتقال) كما أنه يستعيد ثباته عندما يكون خارجه و ولهذا فان الجين لم يتغير بل ان موضعه هو الذي يحدد تفاعله

تعرض حالات تأثيرات الموضع من الطراز - 7 خصائص هامة أخرى فاولا أن التأثير يمكن أن يشمل الجينات المجاورة أيضا تماما كما حدث للنجين المجاور مباشرة للهتروكروماتين • وفي أحدى الحالات المتطرفة , وهي حالة انقلاب , أظهرت البرقشة خمسة جينات وكان أحدها يبعد من نقطة الانفصام للتنظيم الجديد طولا يقرب من • ٥ شريطا من شرائط كروموسومات الغدد اللعابية • وثانيا , أن درجة البرقشة يمكن أن تعدل كثيرا اما بخفض

التأثير واما بزيادته و فاضافة كروموسومات Y ، وهي هتروكروماتينية تماما ، تميل الى خفض البرقشة و يعطى ارتفاع الحرارة نفس الاتجاهبينما تزيد الاقتضابات في اليوكروماتين أو الهتروكروماتين هذا التأثير ومن ناحية أخرى ، لا تؤثر كروموسومات Y على تأثيرات الموضع في الطراز _ S الثابت ومما يدعو للاهتمام أن الموزايكية تحدث لجينات موضعها العادى في الهتروكروماتين عندما تنتقل الى اليوكروماتين واضافة الهتروكروماتين على هيئة كروموسومات Y تزيد من درجة الموزايكية بدلا من أن تخفضها و

وقد قدمت نظريتان فرضيتان لتفسير تأثيرات الموضع • فتفترض النظرية التركيبية ، (افروزی وساتون ١٩٤٤) أن الجين قد تغير بطريقة تؤدی الی تغییر نشاطه الوظیفی و تبعا لذلك ، تعبیره المظهری ، ولكن هذا التغیر یكون من نوع سهل الارتداد • والمفروض أن الجین یتغیر هندسیا عن طریق قوی التزاوج المیتوزی الذی یسود فی الدروسوفلا ولكن من المسیر أن یقوم مثل هذا الفرض بتفسیر الموقف فی الاونوثیرا أو فی الذرة حیث لا یوجد التزاوج المیتوزی •

وتعتبر و النظرية الحركية و (سترتفانت ١٩٢٥ ، لويس ١٩٥١ ، م المتجاورة عمل ١٩٥٥) أن التأثيرات التي تحدث هي نتيجة تفاعل الجينات المتجاورة عمل مستوى النواتج المباشرة للجين و ويوضح تأثير الموضع في حالة S-ast هذه النقطة ويعتبر هذان الجينان (المعتقد أنهما موجودان في نصيفي شريط مزدوج وعلى هذا يكونان تكرارين) ، أنهما كانا في وقت ما متمثلين . في الوظيفة ، ولكنهما الآن قد اختلفنا قليلا في نشاطهما الجيني و فاذا فرض أن الجينات ، في تحديدها للتعبير المظهري تقوم بذلك عن طريق عملية النواتج الجينية فلابد من فرض مادة عميلة X و فاذا كان كل من S و ast وستخدم المادة العميلة X ، فهناك تفاعلان ممكنان :

 $X \xrightarrow{S} A \xrightarrow{ast} B$ if $A \xrightarrow{S} X \xrightarrow{ast} B$

فالأول تفاعل تنافسى والثانى تفاعل تتابعى • ولكن حيث انه يجب وجود S و ast على نفس الكروموسوم لكى يستمر التفاعل , فان التفاعل الثانى هو الأكثر صلاحية على أساس امكان انتشار النواتج فى الأماكن القريبة من الجينات المتجاورة وعدم امكان ذلك بين الجينات غير المتصلة أو الموجودة على كروموسومات نظيرة • ولهذا فانه لابد أن يكون التفاعل فى حالة التجاور

etrans» التقابل ه $X = A \longrightarrow A \longrightarrow B$ وcis، د مختلفا عن التفاعل في حالة التقابل $A \longrightarrow B$

 $X = \frac{1}{A} = \frac{1}{A}$ ولهذا يستخلص لويس (1900) , على أساس $X = \frac{1}{A} = \frac{1}{A}$ ولهذا يستخلص لويس (1900) , على أساس حالة X = X وكذلك حالة سلسلة X = X (الموصوفة في الباب ١٥) , أن أليلية الموضع الكاذبة يمكن تفسيرها كسلسلة من التفاعلات المحكومة بالجينات يكون فيها لكل مادة وسطية (X,A,B ... etc) ومادة عملية لتفاعل التالي وكمحدد لعملية فسيولوجية معينة وعلى هذا الأساس فان لكل جين وظيفة منفصلة ومعينية وان الوحدة وحدة الأساس فان لكل جين وظيفة منفصلة ومعينية وان الوحدة الفسيولوجية ووحدة الاتحادات الجديدة ووحدة الطفور واحدة بالذات

وهناك طراز ثالث لتأثير الموضع قريب من الطراز - الثابت وصفه لويس (1908) ويتعلق بمجموعة الأليلات الكاذبة لثنائي الصعر وفيها يظهر أن الحالة التركيبية المخليطة لبعض التنظيمات الكروموسومية المجديدة المعينة التى تشمل الذراع اليمنى للكروموسوم الثالث فيما بين و ثنائي الصعر Abx والسنترومير (وتتضمن حوالى Abx ميدا عن المظهر التعبير المظهري لطراز « حالة التقابل Abx بعيدا عن المظهر البرى ولكن ليس لها تأثير على طراز « حالة التجاور ، Abx فاذا رمن للتنظيم الجديدة بالحرف Abx فانه يمكن مقارنة التأثير في طرازى «حالة التغايم الجديدة بالحرف Abx فانه يمكن مقارنة التأثير في طرازى «حالة التقابل » Abx ويميل التنظيم البديد الى تقليل التزاوج الميتوزى ويتداخل مع امكان انتشار المواد العميلة من الجديد الى تقليل التزاوج الميتوزى ويتداخل مع امكان انتشار المواد العميلة من المناور وطراز « حالة التجاور » وهند النظرية الفرضية ، على التقابل » ولكن لايحور طراز « حالة التجاور » وهند النظرية الفرضية ، على نحو ما خليط من النظريتين التركيبية والحركية ° وقويد أيضا الرأى المنادى بالتفاعلات التابعية ،

تأثيرات الموضع في النظام Ac-Ds في الدرة

ان عــدم استقرار الجينات في الطـراز - ♥ لظاهرة تأثير الموضع في

الدروسوفلا يدعو الى الحذر فى تفسير الطفرات على أنها تغيرات داخلية فى الجين • فمن الواضع أن الهتروكروماتين ، والى حد معين ، السنتروسير يشتركان جزئيا فى تحديد عمل الجين وتعبيره المظهرى • وهذا بالتالى يمكن استقراؤه رجعيا الى مستوى التميز ، كما سنشير اليه فيما بعد • وتقسوى دراسات ماكلنتوك (١٩٥٠ ، ١٩٥١ ، ١٩٥٣) المرموقة فى الذرة صحة وجهة النظر هذه الى درجة عظيمة •

ففي هذه الدراسات , التي ذكرت في باب سابق , أوضحت ماكلنتوك أن التعبير الجيني وثيق الصلة بالتنظيم الكروموسومي • ففي احدى سلالات الذرة الكثيرة التغير والطفور , أمكن بيان وجود موقعين يحكمان العمل الجيني أنناء التكوين • وأحد هذين الموقعين , « المنبه Ac » يبدو أنه موقع رئيسي حيث ان الموقع الثاني « المفكك Ds لا يمكنه العمل في غياب الأول • على أن وجود الاثنين في نفس النواة يتسبب عنه ارتفاع في الانفصام الكروموسومي التلقائي وعدم استقرار المواقع الجينية وكثرة طفورها • المظاهرتان , الانفصام والطفور , ترتبطان سببيا • وفي الحقيقة , ربما يمكن النظر اليهما كوجهين لظاهرة واحدة اساسية •

ومن الوجهة التاريخية • نشأ النظام Ac - Ds نتيجة لدورة الانفصام Ac ، الجسر التي تشمل الكروموسوم التاسم • ومع أن كليهما ، وكل Ds و Ds ، يسلكان كجينين في أنهما يعرضان وراثة مندلية وعبورا بينهما وبين الجينات الأخرى وقدرة على الطفور ، فقد أشير اليهما « كموقعين » وليس كجينين لان الادلة تشير الى أنهما كتلتان من الهتروكروماتين • والمفروض أنه لا يوجد لهما مواقع مقابلة متنحية عادية في سلوكها • ويمكن بيسان خواصهما فيما بل :

- اشاط Ds کما یحکم الوقت الذی یعمل فیه Ds اثناء
 التکوین و والاخیر غیر فعال فی غیاب الاول و
- Ac _ Y فير مستقر ويمكن وجوده في عدد من الحالات المختلفة بها يماثل الحالات الأليلية المختلفة للجينات اليوكروماتينية العادية وتكتشف تغيرات الحالة هذه من تغير في السيطرة على Ds وكذلك بالتغير في التحكم في طراز درجة الطفور التي يسمع بها والمفروض أن التغيرات في حالة Ac ترجع الى تغيرات في كتلة الهتروكروماتين التي تكون الموقع Ac .

- ع ـ يمكن لكل من Ac و الانتقال (تغيير الموضع) داخل الكروموسوم وبين كروموسومات الهيئة ومن المعتقد أن هذا يتم عن طريق حدوث انفصامات عند هذين الموقعين وانتزاعهما ثم اعادة تثبيتهما عند مواضع اخرى ويمكن مبدئيا اكتشاف تغير المواضع عن طريق نشاطهما ثم التأكد من ذلك ببيانات الارتباط ومن حيث ان Ds يؤثر على الجينات المجاورة له (انظر ما يلي)، بينما Ac ينحصر عمله في التأثير على على الله يمكن توقيع مكان Ds بسهولة أكثر من مد
- ه Ds ثنائي العمل في وجود Ac فأولا هو مركز للانفصام العالى. ويؤدى انفصام بسيط عند Ds الى فقد جميع الكروماتين المستطرف عنه ويمكن اكتشاف ذلك فيما يتعلق بزمن وموضع الحدوث ، عن طريق فقد جينات معروفة ، تؤثر على النبات أو الاندوسبرم غير أن تغيرات أخرى كثيرة تحدث فقد يكون أحد الانفصامات فيها دائما عند الموقع Ds وثانيا يؤثر Ds على الجينات المجاورة له · فمثلا اذا كان Ds مجاورا للجين Wx في الكروموسوم التاسع فان الجين Wx يسلك كما لو كان قد طفر الى الحالة المتنحية أو كما لو كان غير فعال تماما أو غائبا على أنه يمكن توضيح أن حالة Wx لم تتغير ، وذلك أن انتزاع Ds من جيرته يعيد Wx الى حالته العاملة العادية ـ وعلى ذلك ، فان Ds يحكم عمل Wx دون أن يغير تركيبه الداخلي ـ الخاص به ونتيجة لهذا فان العلاقة بين الطفور والانفصام من خصائص الموقع Ds وكلتا الظاهرتين يسيطر عليهما Ac على أنه يمكن الحصول على توافيق شتى من حالات Ac و Ds بحيث تعطى طيفًا كبيرًا من الأحداث يتراوح من انفصامات وتغيرات كثيرة مسم طفرات قليلة الى انفصامات قليلة مع طفرات كثيرة ونتيجة لذلك ، فأن الطفرات والانفصامات يجب أن تحددها طبيعة الموقع ولا يوجد خط فاصل يمكن رسمه بين الأحداث التي تؤدي الى انفصام كروموسومي يمكن كشفه وبين الأحداث التي تؤدى الى نشأة طفرات غير مصحوبة بتغيرات كروموسومية •

- آ من التشفت مواقع معينة تبقى طفورة ولكنها لم تعد محتاجة الى وجود محد افترضت ماكلنتوك أن نشاط الموقع فيما يتعلق بقدرته على الطفور يتعلق أساسا بطراز المادة الكروماتينية الموجودة عند الموقع ولا تتضمن تغيرات فى الجين نفسه بل هى تعتقد أن طرازالكروماتين هو الذى يقوم بقيادة المادة الجينية فى كيفية عملها فى النظام النووى ولولا النشاط المعروف عن الموقعين Ac و Ds تحت ظروف أخرى لكان من الواضح ، عند هذا المستوى ، استحالة فصل نظام ماكلنتوك الفرضى عن النظام التقليدى الخاص بالجين .
- ۷ ـ الجينات التي تتأثير بالموقعين Ac و Ds عديدة ومتنبوعة في تعبيرها المظهري والاتجاه الطفوري اما أن يكون الى ناحية تخفيض أو زيادة درجات التغيير واما الى اتجاه التنحى أو السيادة •
- ۸ ـ أمكن الحصول في الاندوسبرم الثلاثي المجموعة من صفر الى ست جرعات من Ac وكلما زاد عدد مواقع Ac الموجودة تأخر الوقت الذي يعمل فيه Ds أثناء تكوين الاندوسبرم وهكذا يؤثر على تساطه على توقيت عمل Ds كما يؤثر على نشاطه ٠

ویشبه الموقع Ac فی وجوه عدیدة الموقع الذی یغیر طفور المجین a فی الفرة (روودز ۱۹٤۱) ، ولکن یدل فسل Ac فی زیادة طفور المین الفرة (روودز ۱۹٤۱) ، ولکن یدل فسل Ac فی زیادة طفور a علی انها لیسا متماثلین و الا آن ماکلنتوك قد تمکنت من اعادة تكوین فعل شبیه بتأثیر Dt علی a عن طریق تحویر المقدة الهتروكروماتینة فی الکروموسوم ۹ أثناء دورة الانفصام به الالتحام به الجسر ، وبهذا عضب بقوة الرأی بأن أصول نشأتها واحدة حتی ولو أن فعلهما الآن مختلف نوعا ما و والی جانب ذلك ، یوجد موقعان فی الذرة أیضا یعرضان بعض خصائص النظام Ac-Ds ولکن هذان نظامان مفردان بدلا من نظام ثنائی ویشبهان Dt فی أن فعلهما أكثر اقتصارا و وهذان حما العنصران و دالفابط ویشبهان Dt فی أن فعلهما أكثر اقتصارا و وهذان حما العنصران و دالفابط والمنصر و المنشط En الذی یغیر التعبیر المظهری للموقع Pg (بیترسون والعنصر و المنشط En ها الذی یغیر التعبیر المظهری للموقع Pg (بیترسون عن طریق اتحادات جدیدة ، ولکن فی حین أن Mp وثیق الارتباط بالمرقم Mp و مفان مکان ما Em هان مکان مین الموقع الکروموسومیة و ویشبه Mp

الموقع Ac في أن زيادة جرعات Mp تؤدى الى تأخير وتأخير وقت التأثير كما أنها تزيد اختزال شدة اللون في مظهر الجين P (لون البريكارب) •

ويمكن تصور عمل النظامAc - Ds على نحو أفضل اذا تناولنا أصل نشأة الموقع m·l وهو موقع طفور وأليل للجين C السائد الذي يختص بانتاج اليرون ملون في الأندوسبرم • وفي تلقيح معين أسهم الأب الذكر بكروموسوم ۹ موسوم بالجينات Yg و Sh و Sh و مع استطراف Yg ووجود Ds في أول مكان أكتشف به والذي يعرف بالموضع القياسي) وكذلك مسوقع واحد Ac في موضع غير مرتبط بالسابقين • وأسهمت الام بكروموسوم ٩ يحمل الاليلات المتنحية الثابتة yg و c و sh و و WX و دون وجود Ds أو Ds و يجب أن يكون نصف الحبوب Ds و WX دون برقشة حيث ان Ac يوجد فقط في نصف حبوب اللقاح والنصف الآخر يجب أن يكون مبرقشاً نتيجة للمواقع DB حيث تبدأ , في وجود Ac ، دورة الانفصام ــ الالتحام ــ الجسر مما يتسبب في فقد الموقع ٢٠ أحيانا ٠ ويجب وجود قطاعات تعرض c و sh نتيجة للفقد (لا يمكن اكتشاف فقد Yg في الأندوسبرم) • الا أن حبة واحدة كانت على النقيض تماما حيث كانت في معظمهما عديمة اللون مع وجود قطاعات صغيرة ملونة تظهر خلالها ٠ وهكذا يظهر كما لو أن المتنحى c قد طفر ثانية الى C السائد · ويمكن أن يحدث هذا فقط في الكروموسوم التاسع الذي أسهم به الأب الذكر ٠

وقد أظهرت دراسات الارتباط التي تلت أن الموقع Ds قد انتقل في هذه الحالة من موضعه الى يمين WX الى موضع D، وأن Ds في هذا الموضع الجديد تسبب في جعل الجين السائد C يعمل كالمتنحى c معطيا حبة عديمة اللون و وتنشأ القطاعات الصغيرة الملونة عندما يفقد Ds عن طريق الانفصام وعند فقده يستعيد C تعبيره السائد و وفوق ذلك ، تقع جميع انفصامات Ds في هذه الحالة عند الموقع C وليس الى اليمين من WX حيث كان Ds سابقا وأخيرا ، فأن الطفور الى C وانفصامات الطراز Ds تقف عند استبعاد Ac من النواة عن طريق التلقيع واعادة ادخال Ac يؤدى الى استثناف أحداث الطفور والانفصام وكذلك فأن الطفرات التي حدثت الى C تكون ثابتة في هذه الحالة كما نأمله لو أن التغير كان نتيجة انتزاع Ds من جيرته و

ولهذا ، فانه من العسير تجنب الاستخلاص بأن $m \cdot 1$ قد تنشىا من C بسبب انتقىال D8 الى جيرته ، وأن D8 يكبت فعىل C فيعطى المظهر C1 المتنحى ، وأن المظهر السائد C2 يستعاد حين يستبعد D3 نانية ، وقد درستعدة مواقع أخرى بطريقة مماثلة وهى تخضع جيعا لنفس التفسير .

وهذه الدراسات واضحة الأهمية لموضوع التميز ، فهي تشير بقوة الى أنه يمكن للعوامل النووية أن تحكم وقت ومكان وقوع أحداث معينة في النواة والتي تظهر ، عند مستوى أعلى من التنظيم ، كأعمال من التميز • وعملية التميز عملية تتابعية والخطوات التى تتضمنها أثناء التكوين تؤدى الى طرز خلوية محددة تتبجمع في أنظمة للعضو • ويرجع أصل هذه الخطوات الى نظام يبدأ عمله داخل خلايا معينة • ومن المعروف من علم الأجنة وكذلك من علم الوراثة أنه يمكن للخلايا الشقيقة (والمفروض أنهما صفوية المحتسوي الوراثي) أن تكون مختلفة المستقبل • فهناك شيء ما يبدأ التفرقة ما بين خلية أو أكثر وبين غيرها عن طريق قيادتها الى مسالك مختلفة من التفاعل.المورفولوجي. وتهيىء صورة الأحداث التي وصفتها ماكلنتوك نظاما يحقق مثل هذه التفرقة . ومع أن هذا الذي وصف على مستوى أسهل في المساهدة ، فأن التدرجات التي وجدت تشير الي امكان وجود مثل هذه الانعزالات على مستحصتوي أكثر دقة واحكاما • وتميل عملية التطور ، بالطبع ، الى بقاء هذه الانعزالات تحت سيطرة دقيقة ٠ ومن المعروف أن جينات معينة تعمل في أوقات معينة فقط أثناء التكوين • فلابد من وجود نظام يحدد بدء عمل الجينات • وقد تكون طبيعة هذا النظام تنحصر في عملية ازاحة ستار شبيهة باختفاء Ds من جيرة جين ما فيماط عنه اللثام ، ويسمح له بأداء عمله على الوجه الصحيح •

وبهذه الروح تعتبر ماكلنتوك (١٩٥١) أن « النواة تنتظم الى وحدات محددة للعمل ، وأن الامكانيات لطرز العمل الجينى في كل نوع من الخلايا تختلف عن الامكانيات في نوع آخر منها ، ولهذا فأن النويات ذات قدرات وظيفية مختلفة وأن المستقبل المختلف لكل منها ما هو الا تعبير « لعدمالتكافؤ» هذا وهذا ، بالطبع ، يفترض اما انعزالا ميتوزيا للمكونات المسيطرة واما انقسامات ميتوزية تفاضلية تسمع بتغيرات في الكروماتين معا يسمع بالتالي للجينات بأن تصبح عاملة ولا شك في أن البرقشة التي تنشأ في اندوسبرم الذرة تحت نظام Ac-Ds أو نظام آخر مماثل له أمر شاذ ، وليس من المتوقع أن نجد مثل هذا الحال في طوابع التكوين الحسنة التنظيم الا أن الحقيقة في

آننا نجد عند آحد طرفی النظام Ac-DB امکان نشوء طفرات دون حدوث تغیرات کروموسومیة تشیر آلی آن جدا الطراز من التمیز هو اکثرها احتمالا لان یوجد فی الطبیعة ، حیث آن الانتخاب الطبیعی لابد آن یکون قد استبعد الطرز التی تعطی تغیرات کروموسومیة ، وعلی آیة حال ، فان الانعزالات التفاضلیة التی نجدها فی کثیر من الکائنات تدل علی احتمال وجود انعزالات آکثر دقة منتشرة طبیعیا ولا یمکن کشفها بوسائلنا الحالیة فی البحث ،

وهناك مشاهدة سيتولوجية تسترعى الالتفات توازى رأى ماكلنتوك الخاص باختلاف القدرات النووية ، وجدت فى دراسات حلقات بالبيانى فى كروموسومات بعض حشرات ذات الجناحين من طراز كروموسومات الغدد اللمابية (باور ١٩٥٢ ، باور و بيرمان ١٩٥٢ ، بيرمان ١٩٥٢ ، ب ميشليك ١٩٥٣) وهذه الحلقات هى تحويرات فى التركيب البنسائى للكروموسوم ومشتقة من المناطق الشريطية العادية فى الكروموسوم، والمفروض أنها يمكن أن تعود الى الحالة العادية (شكلا ٥ – ٢١ ، ٥ – ٢٢) في بن أنه فى أى نسيج واحد ، نجد هذه الحلقات تقتصر على مواقع معينة ، فتشمل شريطا واحدا أو منطقة معينة فى وقت ما و وفوق ذلك فانها تظهر فى وقت يمكن التنبؤ به أثناه التكوين اليرقى و وانه ليبدو أن حلقسات فى وقت يمكن التنبؤ به أثناه التكوين اليرقى وانه ليبدو أن حلقسات الروموسومات أخسرى غير بالكروموسومات أخسرى غير والبيانى هى تعبير عن نشاط جينى معين فى أوقات معينة وأنسجة معينة والكروموسومات التى من طراز كروموسومات الفدد اللعابية ، ولربما أيضا يكون نظام كلا- DS الذى اكتشفته ماكلنتوك هو نظام للتميز خرج عن التحكم الطبيعى لأسباب غير معروفة و

وتشير دراسات الغرس والتطعيم التي قام بها كنج وبرجز (١٩٥٥) الى تميز نووى من نوع آكثر استدامة • وكان موضوع البحث عما اذا كانت النويات من مختلف الأنسجة التي تميزت تحتفظ بقدرتها على احداث النمو والتكوين غير المقيد بعد نقلها الى بيضات منزوعة منها النواة • وعن طريق نقل نويات من خلايا متدرجة تصاعديا في تميزها من جنين الضفدعة (غالبا من الميزودرم الحبلي والعرف العصبي) الى بيضات منزوعة النواة غير منقسمة وجد أن النواة تفقد قدرتها على احداث النمو والتكوين الكامل والسيطرة عليه تدريجا • وهكذا قد أمكن للنويات من البلاستيولا والجاستريولا أن تجعل التكوين يسير طبيعيا ولكن النويات التي تميزت آكثر من ذلك ومن أجنة التكوين يسير طبيعيا ولكن النويات التي تميزت آكثر من ذلك ومن أجنة

اكبر قد فقدت القدرة في أن تكون عوضا كاملا للنواة العادية للبيضية • وطبيعة التميز النووى غير معروفة ولكن يبدو أن كلا من النواة والسيتوبلازم لهما القدرة على التغير الستديم أثناء التكوين •

التأثير الوراثى للمتروكروماتين

مما ورد أثناء المناقشات السابقة في هذا البابيتضع أنالهتروكروماتين لا يمكن أن يعتبر بعد الآن أنه الكروماتين الخامل وراثيا كما كان يظن في وقت ما سابقا • فقد بينت دراسات تأثير الموضع أن الهتروكروماتين يضفي أثرا عميقا على عمل الجينات اليوكروماتينية التي توضع في جيرته عنظريق تنظيم جديد • كما أن كبت البرقشة الناتجة عن تأثير الموضع باضلاقة الكروموسومات Y الهتروكروماتينية في الدروسوفلا تشير الى وجلود دور وراثي للهتروكروماتين • وكذلك نظام Ac-Ds الذي يعتبر ذا طبيعة عتروكروماتينية • غير أنه من العسير تحديد دور الهتروكروماتين • والواقع أنه بينما يكون تمييزه عن اليوكروماتين واضحا على المستوى السيتولوجي واختلاف البكنوزية) فالتفرقة بينهما على المستوى الوراثي مبهمة ورديئة التحديد •

وقد افترض الخمول الوراثي للهتروكروماتين على أساس الحقيقة بأن الكروموسوم Y وكثيرا من الهتروكروماتين السنتروميرى فى الكروموسوم X فى الدرسوفلا غير ضرورى للحيوية أو للتعبير المظهرى لباقى الجينات (جولد شميدت ١٩٤٩، هاناه ١٩٥١) • غير أن برقشة تأثير الموضع قد غيرت من هذا الرأى • الا أن الكيفية التى يضفى بها الهتروكروماتين تأثيره لاتزال غير معروفة •

وقد افترض شولتز (١٩٤٧) أن الهتروكروماتين يختص بأيض الحامض النووى للشرائط القريبة منه ، وهو فرض يزداد الاعتقاد بصدقه بسبب الحقيقة في أن التأثير على البرقشة وعلى تنوية (زيادة الحامض النووى) الشرائط يقلان عليها كلما بعد الموقع المعين عن نقطة الاتصال • وقاد أكسد كاسبرسون (١٩٤٧) النشاط الكيميائي للهتروكروماتين بالمقارنة مع اليوكروماتين • وبصفة خاصة من طراز المنظم النويي ، فهو يعتبر أنهذاالطراز

من الكروماتين يكون نوية غنية ببروتينات الحامض ثنائى الامين والحامض النووى الريبوزى ، وأن هذه المواد تتفاعل مع السيتوبلازم أو تمر اليه خلال الغشاء النووى معيث ينشط ثانية تكوين البروتين والحامض النووى •

ومن شتى البيانات التى تبدو غير متصلة والتى لهسا علاقة بدور الهتروكروماتين قد نشأ اعتقاد متزايد بأن دوره فى الوراثة مختلف عن دور اليوكروماتين وأن تأثيره الاساسى من النوع العام الكمى والذى يتعلق معظمه بانقسام الخلية ونموها والتميز الجنينى بدلا من أن يكون محددا ونوعيسا كما هى الحال فى معظم الجينات اليوكروماتينية • وهذا الاعتقاد الذى يتزعمه بصفة خاصة ماذر (١٩٤٣) وجولدشمدت (١٩٤٩) يعتبر أن الهتروكروماتين يتكون من سلاسل مكررة من جينات ذات آثار صغيرة متماثلة بسبب أن نواتجها ليست عالية التميز وعملها ليس معقدا • ونتيجة لذلك فالمفروض أن هذه الجينات تحكم طرازا من التباين الكمى المتصل بدلا من الاختسلاف النوعى الدقيق التحديد • وقد أطلق ماذر عليها اسم « الجينات العديدة والشعور الشوكية فى الدروسوفلا التى يمكن الانتخاب لها والتى يمكن والشعور الشوكية فى الدروسوفلا التى يمكن الانتخاب لها والتى يمكن تحويرها عن طريق كروموسومات ٢ مختلفة من مصادر متنوعة •

واذا صبح ما استخلصته ماكلنتوك (١٩٥٠ ب) من أن الموقعين Ac-Ds يتكونان أساسا من هتروكروماتين , فأن تأثيرهما في الذرة في انتسساج تباين واسم عند مواقع مفروض أنها مفردة ليتمشى مع هذه العقيدة •

والانطباع عن تأثير الهتروكروماتين على انقسام الخلية والنمو والتميز في الباب التاسع ، فان الانعزال التفضيلي في الأسكارس والسيارا والخاص مستمد من المساهدات الخاصة بالانعزال التفضيلي للكروماتين و وكما ذكر في الباب التاسع ، فان الانعزال التفضيلي في الأسكارس والسيارا والخاص بالكروموسومات الاضافية في الذرة والشيلم يتضمن عناصر هي ، في حدود ما نعرفه ، هتروكروماتينية و وفي السيارا ، يعرف أن الجزء من الكروماتين المسئول عن تحديد هذه الاحداث يوجد في سنترومير الكروموسوم X المستبعاد (كراوس ١٩٤٣) أو قريبا منه ويمكن أن يعني هذا أن مثل هذا الاستبعاد للهتروكروماتين ، مهما بلغ من دقة في التوقيت ومكان التكوين ، فهو جزء من التميز وشطر موزع منه ويهما هو في كائنات مثل النيماتودا التي

تحتوى على عدد ثابت من الخلايا الجسمية يحتفظ بالهتروكروماتين فى الخلايا الجنسية فقط التى تستمر فى الانقسام • ومما يدل على أن وجود مقادير اضافية من الهتروكروماتين يشجع الانقسام الخلوى ، ما شوهد من الانقسامات الاضافية المتعددة التى تقع فى حبوب لقاح الذرة الرفيعة عندما تتضمض النواة كروموسومات اضافية ذات طبيعة عتروكروماتينية (دارلنجتون وتوماس ١٩٤١) •

ويعتبر جولد شمدت (١٩٤٩ ، ١٩٥٠) أن تأثير الهتروكروماتين يظهر أيضا في تمبير الجناح القدمي (بودوبترا) , وهي حالة وراثية تحور الاجنحة الى زوائد تشبه الارجل في الدروسوفلا ، وفي تمين الجنس في الليمانتريا ، وتعتبر كلتا الحالتين مثلين للتميز يتضمنان عنصرا للوقت ، وأثرا للجرعة وتوازنا في تحقيق التعبير النهائي ، واذا بحثناهما على ضوء بيسانات حالة Ac-Ds فان التوازي يكون واضحا حتى ولو أنه تعوزنا التفاصيل ولا يزال تفهمنا للحال غامضا ،

تطور الجين

يتضع من المناقشة السابقة أنه لا. يوجد تعريف للجين يغطى جميع الحالات التجريبية و تتساوى في الوضوح في الوقت الحاضر الاستحالة الفعلية للتفرقة الايجابية بين الطفرة الجينية الداخلية والتنظيم الجديد الدقيق تحت المجهرى للكروماتين و وتبين دراسات ماكلنتوك في الذرة أنه يمكن تحوير التعبير المظهرى للجين عن طريق عمل الموقع SE (هتروكروماتين فرضا) الواقع بجواره ، وهي ظاهرة تذكرنا بتأثير الموضع من الطراز - V في المدروسوفلا ويظل الجين ، مع ذلك ودون تفيير تركيبيا حيث يمكنه من جيرته ويشير هذا الى استعادة حالته السابقة بمجرد رحيل الموقع DS من جيرته ويشير هذا الى استعادة حالته السابقة بمجرد رحيل الموقع كل الى الحقيقة بأن خصائص الجين ليست جميعها نابعة من ذاته ولكنها تعتمد الى حد ما ، قل أو كثر ، على طراز ودرجة القرب من الجينات المجاورة وقد برزت هذه العلاقات المكانية من الدراسات الأولى لتأثير الموضع ونظام حالتي التجاور والتقابل الموجود في الدروسوفلا وقد تدعمت بتأثيرات الموضع التي وصفها كاتشسايد في الأونوثيرا وغيرها و

ويستدل على دور التكرار من تكوين أنظمة الأليلات الكاذبة • أما مدى حذا الدور في تطوير الأنظمة الوراثية فلا يمكن الحكم عليه الا من الأمثلة التي أعطيت • ولكن أستمرار ازدياد التفارق بين جينات مكررة كانت في وقت ما متماثلة يمكن أن يؤدى الى نشأة جينات ذات خصائص مختلفة عن طراز الأسلاف • وبمجرد تمام افتراقه من الناحية الوظيفية وتوقف امكان ادراك العلاقة المتبادلة بين الجينات المتجاورة من حيث أصل النشأة عندئذ لا يمكن اكتشاف الأليلية الكاذبة • لذا فانه من المحتمل جدا أن في مقدورنا ادراك ودراسة الأليلية الكاذبة فقط في المراحل الوسطية للتطور من التشابه التام الى الاختلاف التام • فان صبح هذا ، فمن المتوقع أن نجد سلاسل متدرجة من التميز الجيني وكذلك سلاسل متدرجة من مقادير التكرار • وان الفروق التي تعرضها الأنظمة المختلفة من الأليلات الكاذبة ، ما هي الا انعكاس لاتجاه ودرجة التفارق التطوري •

وهذا بالطبع يعنى أن الجين نفسه له القدرة على انتاج خواص جديدة ولن يمكن معرفة الكيفية التى يتحقق بها هذا حتى يصبح من المكن الرجوع الى نموذج كيميائى يصور عمل الجين (شوارتز ١٩٥٥) ولكن لا يوجد سبب مباشر للاعتقاد بأن خصائص الجين من الناحية الفسيولوجية ومن ناحية الطفور ومن ناحية التكاثر يلزم أن تتطور فى نفس الاتجاه وبنفس المعدل وتعضد دراسات جرين ولويس فى الدروسوفلا ، ولونان فى الذرة ، الرأى بأن الجين المكانى وجين الوظيفة والطفور وتكوين الاتحادات الجديدة جين واحد ونفس الجين الكن ، بكل وضوح ، ليست هذه هى الحال فى البكترويوفاجات والسالمونللا حيث يظهر أن الجين الفسيولوجى أكبر ماديا من جين الاتحادات الجديدة والطفور ، ومن المكن أن الجين الفسيولوجى أكبر ماديا من جين الاتحادات الجديدة والطفور ، فالأول بناء تركيبى واحد والأخير مركب من أقسام جزئية ، ومن المكن فالورت أن الفروق لا تخرج عن أنها فروق تطورية ، وأن كلا الطرازين من الجينات يمكن وجودهما من الوجهة التطورية ، غير أن الموقف لم يتضبع بعد ، وليس أمامنا فى الوقت الحالى أن نعمل شيئا أكثر من أن نتخيسل ونفترض ،

الباب الثالث عشر

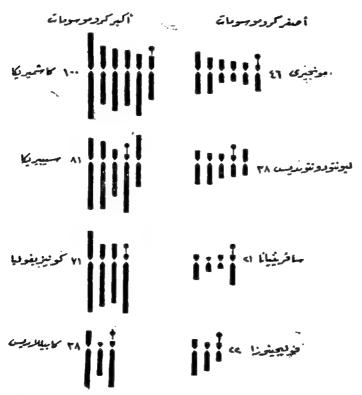
تطويرالطراز المجوعي اككرومويومي

يعرف الطراز المجموعي الكروموسومي بأنه المجموعة الكروموسوميسة الأساسية لأى من الأنواع ومن ثم فأن له خصائصه من حيث شكل وحجم الكروموسومات وذلك الى جانب عددها • وعندما يمثل بطريقة تخطيطية كما في شكل ١٣ ـ ١ يشار اليه عادة ، بالتخطيط الممثل للمجمسوعة ، (ايديوجرام) •

ومن وقت مبكر والطراز المجموعي للكروموسومات يعتبر صفة محددة من صفات النوع حيث تكون موفورلوجي الكروموسومات بين أفراد النوع الواحدة ثابتة في حدود معقولة مع اسناد الانحرافات عن الطابع النوعي ، غالبا ، الى أنواع الشذوذ الكروموسومي المعروفة وقد أصبحت السيتولوجيا علما معترفا به وفي غاية النفع في أيدى باحثي التقسيم الذين كانوا يهتمون بايجاد شيء أكثر من مجرد الفوارق المورفولوجية البسيطة لتحديد علاقات بالقرابة بين الأنواع وفي المقيقة لا يكاد يمكننا أن نعتبر علاقات درجسة القرابة بين مجموعات الأنواع الطبيعية كاملة من الناحية التطورية دون أن تعم الاستخلاصات المبنية على الفواصل المورفولوجية بيانات سيتوتقسيمية و

غير أن الطراز المجموعي للكروموسومات ، مثله كمثل جميع الصفات التقسيمية عرضة للتباين ولكن بصفة عامة ، يمكن اتخاذ طراز مجموعي معين كممثل للنوع وحتى في بعض الأحيان ممثل للجنس وفي أجناس معينة من العائلة الزنبقية وفي أنواع الترادسكانتيا في أمريكا الشمالية يستعمل نفس الطراز المجموعي كممثل لمجموعة من الأنواع وبينما في الكريباس والدروسوفلا والسحالي والنطاط تتباين أعداد وأشكالوأحجام الكروموسومات الى درجة كبيرة من نوع الى آخر ولا يمكن توضيع تطور الطراز المجموعي للكروموسومات في حدود معينة ، الا نتيجة دراسة دقيقة للأنواع المتقاربة _

مع استعمال التهجين ان آمكن ، وكروموسومات الغدد اللعابية والتحليل الوراثى فى أنواع ذات الجناحين ومقارنات كروموسومات الدور الاستوائى ، وفى المستقبل ، سيزيد من نفع طريقة المقارنات السيتولوجية الى درجة كبيرة ، استخدام طرق التكنيك السيتوكيمية مع الانتفاع بمقارنات DNA والبروتين وكأساس لعوامل التفرقة التطورية (ميرسكى وريس ١٩٥١) ، غير أنه من الواضح وجوب تكامل وسائل الفصل على جميع المستويات _ المورفولوجية ، والوراثية السيتولوجية والسيتوكيمية _ حيث أن الاعتماد على مجموعة واحدة من هذه البيانات قد يكون مضللا ،



شكل ١٣ ـ ١ : تخطيطات ممثلة للمجموعات (ايديوجرامات) الاحادية لثمانية أنواع من الكريباس ثبني الاختزال في المعدد وفي الطول الكل وفي التماثل • وقد بين ألطول النسبي لباقي الأنواع الأخرى على اساس اتخاذ ١٠٠ كطول عرفي للنوع ك • كاشميريكا • والأنواع كاشميريكا وكونيزيفوليا ومونجيري معمرة ذات ريزومات خشبية • والنوع ليونتو حدونتويديس معمر أو ثنائي الحول وذو ساق خشبية والنوع كابيللاريس ثنائي الحول أو حولى والنوعان سافرينيانا وفوليجينوزا عشبان حوليان •

وحيث ان الكروموسومات تجرى بها تلقائيا عمليات الانفصام واعادة الالتحام لتكون انقلابات وانتقالات وما شابه ذلك ، فمن المنطق أن نعتبسر الفروق بين الطرز المجموعية لكروموسومات الأنواع التي بينها قرابة قد نتجت عن سلسلة من التغيرات المتدرجة التي عدلت المظهر المرئي للكروموسومات ولم تقدر أهمية هذه التغيرات في التطور حق قدرها الاحديثا • كما أن معني تأثير الموضع كظاهرة جينية أكد الحقيقة في أن اعادة ترتيب المحتسسوي المجنى لا يترك الطاقات الوراثية دون تأثير ، كما كان يعتقد سابقا ، بل يخلق كروموسومات جديدة يختلف التأثير الكلي لتركيبها الجيني كما كان عليه قبل تغيير ترتيبها •

وصحيح طبعا أنه يمكن أن تقع تنظيمات كروموسومية جديدة دون تغيير المظهر المرثى الحسارجي للكروموسومات أثر هام على التركيب العاملي أن يكون لتغير الطراز المجموعي للكروموسومات أثر هام على التركيب العاملي للفرد • غير أنه ، بصفة عامة ، يعتبر الطراز المجموعي المختلف دليلا على تغيرات أكثر عمقا وعلى مستوي خارج حدود الرؤية المجهرية • والصعوبة ان لم تكن الاستحالة في التفرقة بين التغيرات الجينية وبين التغيرات الكروموسومات ما هي الكروموسومية تعنى أن الاعتقاد البدائي القديم في أن الكروموسومات ما هي الا عقد منظوم من جيئات مستقلة تماما ، قد استبدل با خر ينظلسر الى الكروموسوم على أنه بناه محدد ، تعتمد وظائفه المفردة والكلية ، جزئياً على الأقل ، على المعلاقات المكانية لأجزاء الكروموسوم • فالتغيرات في تتابع الجينات التي تتسبب تدريجا في تغيير الطرز المجموعية هي عملية تطورية هامة بالرغم من أنه ليس من المكن ، في الوقت الحاضر تقييم معنوية كل تغير كروموسومي يحدث •

وخلال مناقشة تطور الطراز المجموعي للكروموسومات سنتناول بالبحث التغسيرات في (١) العسد الكروموسومي الأساسي (٢) شكل وحجسم الكروموسسومات (٣) مقسدار وتوزيع الهتروكروماتين •

التغيرات في العدد الكروموسومي الأساسي

فى أنواع ثنائية المجموعة , يمكن أن يفرض المرء أن سلسلة من الأعداد الأحادية المجموعة , يختلف الواحد منها عن الذي يليه بكروموسوم واحسد

قد نشأت من عدد سلفی معین • غیر أن تحدید العدد السلفی لیس دائما بالأمر السهل • لأن العدد الأساسی قد یتزاید أو یتناقص کما قد یعقد الصورة وجود مجموعیة غیر مکتملة غیر مشکوك فیها ووجود تعدد مجموعی ومن الأمثلة الکلاسیکیة للتعقید السیتو تقسیمی الجنس کاریکس فی العائلة البردیة حیث ان الأعداد الاحادیة تتراوح من v = v الى v = v مع العلم بأن جمیع الأعداد التی تقع بن v و v معروف وجودهافی نوع أو آکثر (هایلبورن ۱۹۶۹) •

ولا شك في أن المجموعية غير المكتملة والتعدد المجموعي قد لعبا دورا كبيرا , ولكن الجنس كاريكس ليس بأية حال فريدا في تباينه السيتولوجي حيث توجد مواقف مشابهة في أجناس سيربوس واليوكاريس (النجيلية) ودرابا وبراسيكا (الصليبية) وفيولا (البنفسجية) ويوفوربيا (اليوفوربية) ونيكوشيانا (الباذنجانية) (ستبنز ١٩٥٠) • أما في المملكة الحيوانية , حيث يعتقد أن التعدد المجموعي لم يقم الا بجزء غير هام في عملية نشساة الأنواع , فإن التباين , رغم ذلك , يسود على نحو معادل دأخل الأجناس وداخل المجموعات الأعلى من الأجناس (هوايت ١٩٥٤ · ماتاي ١٩٤٩) · فغي الدروسوفلا يختلف العدد الاساسي من ٣ الى ٧ ، وهناك برهان قوى (باترسون وستون ١٩٥٢) على أنه لم يكن للتعدد المجموعي دخل في الأمر على أي نحو ٠ وتعرض النطاطات ، التي درست دراسة مستفيضة من أجل كروموسوماتها الكبيرة (هوايت ١٩٥١ ، ١٩٥٤) صورة مباثلة حيث يتباين العدد الثنائي في الذكور (طراز XO)) من ١٣ الى ٥٧ وتختلف السحالي (لاسيرتيليا) دون انقطاع تقريباً في أعدادها الأحادية من ١٢ الي ٢٦ (ماتاي ١٩٤٩) ٠ وهناك أجناس تعرض أعدادا أحادية واسعة الاختلاف بين أنواعها المتصلة القرابة هي سيكلوبس (القشريات) من ٣ ــ ١١ وايزاجوروس (فاسماتويدي) من ۱۶ الی ۲۶ ولیتورجوازا (ماتتویدی) من ۹ الی ۱۷ ولیشوسبروس (هتروبترا) مَن ٢ الى ١٥ ونيموبياس (مستقيمة الأجنحة) من ٦ ــ ١٠ وليمنوفيلوس (ترايكوبترا) من ٦ الى ٣٠ واربيا (حرشفية الأجنحة) من ٨ الي ٤٠ وميرونيس (القوارض) من ٢٢ الي ٣٠ (هوايت ١٩٥٤) ٠ والي جانب الاختلافات في العدد هناك اختلافات في شكل وحجم الكروموسومات •

وقبل الدخول فى بحث ميكانزمية تطور الطرازالمجموعى للكروموسومات يحسن أن تبحث علاقة العدد الكروموسومى بالخصائص الأخرى ذات الأهمية من الناحية التقسيمية أو التطورية • وفى الحدود التى أمكن تقريرها ليست

هناك علاقة مباشرة سواء فى المملكتين النباتية أو الحيوانية بين العسد الأساسى والمركز النشوثى التسلسلى • وهناك بالتأكيد فروق بين المجموعات التقسيمية ولكن لا توجد اتجاهات واضحة ترتبط بالبدائية أو التخصص ، الا اذا درست هذه الارتباطات داخل الحدود الضيقة للعائلة أو الجنس • وعند هذا المستوى يسير اتجاه عام نحو اختزال العدد الاساسى موازيا لزيادة التخصص (انظر ما بعده) ولكن أكثر ما يثير الانتباه ارتباط العدد الأساسى مع طبيعة النمو فى النبات (ستبنز ۱۹۳۸) •

والمعتقد على أساس أدلة نشوئية قوية ، أن النباتات الخشبية سلفية لأقربائها العشبية وسيتولوجيا , نجد أن مجموعات النباتات الخشبية ذات أعداد أساسية أعلى من الطرز العشبية بمتوسط ن = ١٢ - ١٣ ولما كان العدد الأساسي لنباتات معراة البنور الخشبية هو ١١ و ١٢ والسرخسية في مثل هذا الارتفاع أو أعلى فهناك اقتراح بأن نباتات مغطأة البنور الخشبية الموجودة الآن قد اشتقت منها أو من طرز سلفية مماثلة مع تعديل بسيط في العدد الأساسي ولكن لا يجب تطبيق هذه النظرية الفرضية تطبيقا دقيقا حيث ان هناك أنواعا معينة من العائلة البقولية بالأعداد الأساسية ٦ و ٧ و ٨ (سن ١٩٣٨) مما يشير الى أن بعض الأنواع الخشبية قد نشأ من تعدد مجموعي ولكن بوجه عام ، فإن الحسر الذي قام به ستبنز يجعل من الواضح جدا أن الأنواع الخشبية ذات أعداد أساسية أعلى من التي للطرز العشبية ، بمتوسط ن = ٨ - ٩ •

والى جانب هذا ، فانه يستدل على شدة ثبات المددالأساسي بين الأجناس الحشبية من الحقيقة في أنه من بين ٥١ جنسا خشبيا درست كان ٤٩ منها ذات عدد أساسي واحد • ويمكن مقارنة هذا مع الاجناس المشبية (١٥١٪ جنسا) حيث وجد ٥٥٪ ذات عدد أساسي واحد و ٢٨٪ ذات اثنين و ١٧٪ ذات ثلاثة أو آكثر • وقد يرجع هذا الثبات من جانب الاجناس الخشسسبية بمقارنتها مع الطرز العشبية الى أنها آكثر استقرارا في طبيعة نمسسوها وتناسبه المنتظم • ولكن الحاجة الى بيانات آكثر استفاضة وبوجه خاص من أجناس المناطق الاستوائية ، تدل على وجوب اعتبار النتائج التي استخلصت أنها حاليا مجرد مقترحات وقتية •

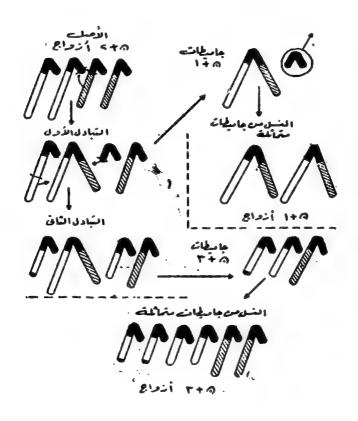
ومن ناحية أخرى , فهناك بعض الشك في أن التطور داخل العائلات والاجناس ، الذي يعطى مختلف الاشكال من طبيعة النمو ، تصحبه تغيرات

سيتولوجية اكبر من التطور الكروموسومى الذى يميز العائلات والرتب الجديدة وهذا يشير الى ان عائلات ورتب مغطاة البذور قد تباينت سريعا بعد نشأتها فى الحقبة الثلاثية وان التغيرات التطورية الرئيسية كانت داخل مجموعات أقل فى مرتبتها التقسيمية ولم يجر حصر مماثل فى المملكة الحيوانية ولذلك فانه ليس من الممكن أن نقول ما اذا كانت أية صفة معينة من الحيوانات نشوئية كانت أو لم تكن ، ترتبط بئبات أو عدم ثبسسات سيتولوجى و

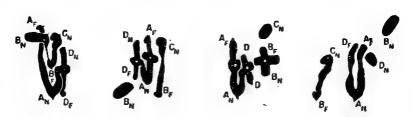
وفى الحالات التى تتضمن فقط تغيرات فى العدد الاساسى مع استبعاد المتعدد المجموعى تماما , فان المشكل الأساسى هو معرفة الأنظمة التى تؤدى الى مثل هذا التغير وقد اقترح دارلنجتون (١٩٣٧ أ) وسيلة نظرية لتحقيق هذه الغاية ويقترح النظام أن زيادة أو فقد كروموسومات من المجموعة الأساسية يتضمن كسب أو فقد سنتروميرات , وإن نجاح تغيير كهذا يتوقف على ما اذا كان الكروماتين المجاور للسينترومير خاميلا (متروكروماتين) أو عاملا (يوكروماتين) وكما هو مبين بشكل ١٣ - ٢ فان الانتقالات المتبادلة التى تكون فيها احدى نقط الانفصام على الأقل فى منطقة خاملة يمكن أن تنقل يوكروماتين الى سنترومير لا تحمل الا كروماتينا فى خاملا (يحقق مثل هذا الفرض كروموسوم من الطراز B من النوع الذي يوجد فى الذرة) ليضيف كروموسوما أو يمكن أن ينقل جميع اليوكروماتين من أحد خاملا بعد ذلك ، يختزل العدد ومع فقد الكروموسومالمجردوالذي يصبح خاملا بعد ذلك ، يختزل العدد و

وقد تأكدت صحة نظرية دارلنجتون في أساسها في الكريباس كسا عضدتها دراسات أنواع الدروسوفلا والنطاط والسحالى • ففي الكريباس كان الاتجاء التطوري نحو اختزال الاعداد الكروموسومية • فالأنواع التي تعتبر من وجهة النظر التقسيمية أكثر بداءة العدد الأساسي لها مرتفع ($\upsilon = \Gamma$) بينما الأنواع الأكثر تخصصا أعدادها الأساسية ه و ٤ و $\upsilon = 0$ وقد أوضع طوبجي ($\upsilon = 0$) عمليا أن كريباس فوليجينوزا ($\upsilon = 0$) مستمد من كريباس نجلكتا ($\upsilon = 0$) ، الشديد القرابة له أو من سلف آخر مماثل عن طريق انتقالات متبادلة ($\upsilon = 0$) ، الشديد $\upsilon = 0$ ، ويرمز لكروموسومات ك • نجلكتا بالحروف $\upsilon = 0$ معرفة آن $\upsilon = 0$ ، في معظمه ، من الهتروكروماتين • بينما يرمز لكروموسومات ك • فوليجينوزا بالمسروف

 $^{\circ}$ $^{\circ}$



شكل ١٣ ــ ٢ : رسم تخطيطى يوضح كيف أنه يمكن عن طريق الانتقال المتبادل لأجزاء كروموسومية غير متساوية رفع أو خفض العدد الأساسى للكروموسومات • الأجزاء السوداء من المهتروكروماتين والأجزاء البيضاء من اليوكروماتين •



شكل -17 تشكيلات كروموسومية في الدور الاستواثي الأول في الجيل الأول لهجين نوعي (كريباس فوليجينوزا -17 و نجلكتا) -17 الكروموسومات مرقومة تبما لمصدرها وطرازها -17 طوبجي (-1927) -17

 D_{i} الكروموسوميتين بالرغم من اختلافهما في العدد ، فالكروموسومان A و D_{i} و كل النوعين , أساسا ، كاملان بالرغم من أن جزءا من الذراع القصيرة للكروموسوم D_{i} قد انتقل الى الذراع الطويلة للكروموسوم D_{i} مما يعطى أثناء الانقسام الميوزى للهجين مركبا انتقاليا ، والكروموسوم مفقود في ك ، فوليجينوزا بالرغم من أن ما يكفى من طرف D_{i} قد انتقل الى العنصر D_{i} ليعطى أثناء الانقسام الميوزى المركب الانتقالي D_{i} العنصر D_{i} العنصر D_{i} العنصر D_{i} العنصر D_{i} العنصر D_{i} المرتبية والمرتبية والمرت

وفى تحليل مماثل ، أمكن بيان أن ك • كوتشيانا (ن= ٤) مستمد من ك • فيتيدا (ن= ٥) أو نوع شديد القرابة به (شيرمان ١٩٤٦) • ومناك من الأدلة الأخرى ما تشير الى أن عملية مشابهة قد جرت فى الجنسين يونجيا واكزيريس، لأن الأعداد الأساسية فى الأنواع الأكثر بدامة أعلىمنها فى الأنواع الأكثر تخصصا المشتقة • غير أن التفاصيل الدقيقة فى هذين الجنسين لم تحلل بعد •

والمعتقد أنه في الأنواع التي تحتوى على كروموسومات ثانوية خاملة وراثيا من الأسهل أن يزيد النوع من العدد الأساسي عن أن يخفضه حيث ان انتقال بعض اليوكروماتين الى هذه العناصر الخاملة يحولها في خطوة واحدة من أعضاء غير أساسية في الهيئة الى أعضاء أساسية فيها • ومن الواضح أن التلقيح الذاتي يسهل عملية تثبيت الهيئة الكروموسومية الجديدة • ولم يمكن الحصول على دليل تحليل واضح يبين حدوث هذه العملية في الطبيعة ولكن في جنس اليوم من العائلة الزنبقية وفي جنس دورستنيا من العائلة التوتية تعرض الأنواع الأكثر بداءة أعدادا أساسية أكثر انخفاضا منها في

الأنواع الأكثر رقيا ومن الممكن أن تكون المجموعية غير المكتملة المتبوعة بانتقال أجزاء من الكروماتين المكرر الى الكروموسومات الأخرى غير النظيرة مسئولة عن مثل هذه الزيادة ولكن لا يمكن التأكد من الطريقة التي حدثت بها في غياب بيانات وراثية • غير أن ستبنز (١٩٥٠) يشير الى أن الزيادات في العدد الأساسي المعروفة أو المشتبه بها (عددها ٦) أقل كثيرا من الزيادات التي اكتشفت بطريقة مماثلة (عددها ٢٥) ويقترح فوق ذلك ، أنه لما كان الكثير من الأنواع المتخصصة المنخفضة العدد الكروموسومي حولية فان العدد المختزل يؤدي الى زيادة الارتباط • ويزيد نتيجة لذلك درجة الثبات الوراثي للعشيرة لمدد قصيرة • وسنحتفظ ببحث هذا الموضوع مع نتائجه التطورية الى باب قادم عن التعدد المجموعي •

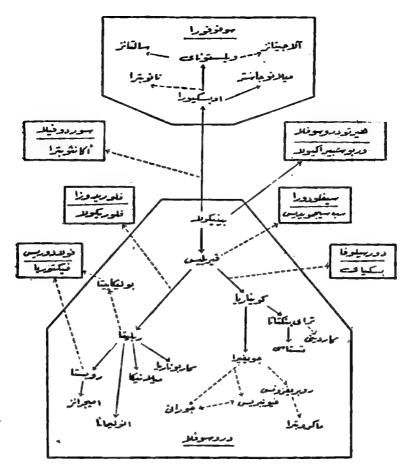
وقد درست باستفاضة تغیرات الأعداد الأساسیة فی الدروسوفلا (باترسون وستون ۱۹۵۲) و ویدل طابع التغیر علی آن اختزالات العدد کثیرة (فی ۱۲۸ من ۲۱۰ نوعا وصورة معروفة سیتولوجیا) بینما الزیادات نادرة فلا یعرف منها الا حالة واحدة فی د • ترایسباینا • والعدد الاساسی البدائی هو ستة • ویتألف من خمسة کروموسومات عصویةذات سنترومیرات طریفیة وکروموسوم کالنقطة • وهذه الهیئة تتمثل فی الأنواع مثل فیریلیس وفیونبریس وریبلیتا و ترایبنکتاتا • غیر آن الأغلبیة العظمی من الأنواع تعرض هیئة معدلة و تنشأ الاختلافات عن طریق التحامات سسنترومیریة وانقلابات شاملة للسنترومیر وانتقالات وانتقاصات آو زیادات فی کمیسة الهتروکروماتین • ویمثل الشکل ۱۳ – ٤ العلاقات داخل الجنس من ناحیتی النظر التقسیمیة والسیتولوجیة • ولکنه من ناحیة أخسسری ، لایکشف الخطوات الحقیقیة التی تحدث بها مثل هذه الاختلافات • والمعتقد آن کثیرا من الهیئات الکروموسومیة الوسطیة قد فقدت آو لم تکتشف بعد ، وعن التکوین علی خطوات فانه لا یمکن الا التکهن به فی کثیر من الحالات •

غير أنه يمكن ، في شكل ١٣ ــ ٥ رؤية بيان الكيفية التي يتحقق بها هذا في مجموعة فيريليس ، وهي مجموعة من أنواع أو نويعات شديدة القرابة ويمكن رؤية أنه الى جانب الانقلابات التي غيرت من ترتيب الجينات داخل الكروموسومات وكذلك انقلاب شامل للسنترومير في الكروموسوم الثاني في النويعات البدائي الثالث ومونتانا ولاسيولا يحوله من كروموسوم عصوى الى عنصر صغير عني شكل ٧ وكانت التغيرات الرئيسية هي التحاما سنتروميريا

بين الكروموسومين الثانى والثالث ليعطى كروموسوما كبيرا على شكل ∇ فى تكسانا وامريكانا والتحاما مسائلا فى أمريكانا بين الكروموسوم X والكروموسوم الرابع وحفا الالتحام الأخير فى أمريكانا يتسبب فى احداث تعديل فى نظم كروموسومات الجنس (ستناقش فى الباب التالى) وتعرض د و ليتوراليس وحى من أفراد هذه المجموعة أيضا التحسام سنتروميرى مخالف بين الكروموسومين الثالث والرابع ، الى جانب انقلاب شامل للسنترومير فى الكروموسوم Y يحوله الى عنصر على شكل V وقد أمكن اجراء هذه التحاليل بسبب امكان التهجين بين هذه الأنواع مما يسمح بتحليل التزاوج وتتابع الشرائط فى كروموسومات الغدد اللعابية وهذا نوع من العراسة يستحيل اجراؤه تماما فى النباتات والنباتات و

والالتحامات السنتروميرية هي ببساطة طراز من الانتقال يشمل كل النراع اليوكروماتيني في الكروموسومات العصوية ويظهر أنه خاص بالمملكة الحيوانية ويكثر أيضا في مستقيمة الأجنحة (هوايت ١٩٥٤) وفي سحالي لاسرتيليا (ماتاي ١٩٤٩) ووالانتقالات التي تشمل جزءا فقط من النراع نادرة جدا في الدروسوفلا ولم يستتب منها ، الا انتقال واحد في د و أناناس كجزء ثابت من الهيئة الكروموسومية (كاوفمان ١٩٣٧) وهو يشمل تبادلا بين الكروموسوم X والكروموسوم الرابع وأدى الى نقل المنسظم النويي والموقع قصير الاشواك bb من الكروموسوم الكروموسوم الرابع وأدى الى الكروموسوم الرابع وأدى الى الكروموسوم الرابع وأدى الى الكروموسوم والرابع وأدى الى الكروموسوم والرابع وأدى الى الكروموسوم والرابع وأدى الى الكروموسوم والرابع وأدى الله الكروموسوم والرابع وأدى الله الكروموسوم والرابع والمنافة فوق مجموعية فتتمثل هذه المنطقة ثلاث مرات في الذكر ومرتين في الانثى و

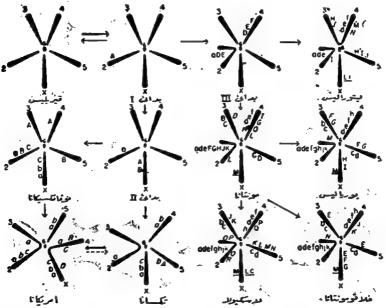
غير أن الالتحامات السنتروميرية تكون ممكنة آكثراحتمالاني الدووسوفلا من باقى طرز الانتقالات بسبب الكتل الكبيرة من الهتروكروماتين السنتروميرى فلا يحدث فقد السنترومير مع الهتروكروماتين المجاور تأثيرا ملحوظا على الحيوية ويمكن نتيجة لذلك أن يكون تحمل فقده أيسر كثيرا من تحمل فقد يوكروماتين كما أن الزيادة الواضحة في قابلية الهتسروكروماتين للانفصام بالمقارنة مع اليوكروماتين قد تميل الى ترجيح كفة الالتحسامات السنتروميرية ، ولو أن هذا لا يمكن أن يكون حجة صحيحة اذ أن كثيرا من النباتات يحتوى على متروكروماتين سنتروميرى ومع ذلك لا نجد التحامات سنتروميرية •



شكل ١٣ ـ ٤ : بيان تخطيطي لملاقات النشاة التسلسلية في جنس الدروسوفلا • لم يمثل هنا غير الأنواع الرئيسية ومجموعات الأنواع •

وبالمثل قد غيرت الالتحامات السنتروميرية من العدد الأساسى فى مستقيمة الأجنحة وهذا صحيح بصفة خاصة فى النطاطات قصيرة القرون (أكريديدى) حيث نجد أن عدد الأذرع الكروموسومية ثابت تماما فى حين أن ذلك ليس ضروريا بالنسبة لعدد الكروموسومات فمثلا فى كريبتوساكاى وهى تحت مجموعة من الأكريديدى ٢ ن = ٢٣ فى الذكور فى غالبية الأنواع وجميسع الكروموسومات عصوية الشمكل وفى هدف المجموعة تظهر الكروموسومات التى على شكل ٧ فى أعداد تصل الى ثلاثة ، وتتضمن الكروموسومات التى على شكل ٧ فى أعداد تصل الى ثلاثة ، وتتضمن

التحسامات بين أو توسسومين أو بين أو توسوم وكروموسسوم χ ، وبهذا ينخفض العدد الأساسى ، بينما قد حدث فى أنواع أخرى فقد حقيقى لأذرع ، والظاهر أن كلتا العمليتين تدخل فى تعديل المجموعات الكروموسومية فى أنواع نيموبيوس (شكل ١٣ – ٦) حيث نجد اختلافات فى عدالكروموسومات العصوية والتى على شكل ٧ وكذلك فى العدد الكلى للأذرع ، وفى الحلات التى يستحيل فيها تحليل التزاوج الميوزى فى هجن الأنواع أو فى طسراز كروموسومات الفدد اللعابية ، فانه لا يمكن التقرير على نحو مؤكد ، ما اذا كانت الكروموسومات التى على شكل ٧ قد نشأت عن طريق الالتحامات كانت الكروموسومات التى على شكل ٧ قد نشأت عن طريق الالتحامات السنتروميرية أو عن طريق الانقلابات الشاملة للسنترومير ، الا أذا أمكن استخدام أطوال الأذرع فى العناصر التى على شكل ٧ فى التمييز بين الطرازين من التغيرات ، ومن ناحية أخرى ، يميل الغياب النسبى للانقلابات فى الخفض فى النطاطات الى ترجيح كفة الالتحام على أنه السبب الأساسى فى الخفض وتغيير الشكل ، وهو رأى استخلصه ماتاى (١٩٤٩) أيضا للحالة فى السحالى،



(شكل ١٣ ـ ٥) النشأة التسلسلية للكروموسومات في مجموعة أنواع دروسوفلا فيريليس ٠ الكروموسومات معرفة بأرقام فيما عدا الكروموسوم أثم وقد بينت الانقلابات بحروف كبيرة في النوع الذي حدثت فيه لأول مرة وبحروف صفيرة بعد ذلك ٠ ويمكن ادراك الالتحامات السنتروميرية (الانتقالات) من الاتحاد بين كروموسومين (مثلا ، الالتحام ٣ ـ ٤ في النوع ليتوراليس) ٠ ويجد انقلاب شامل للسنترومير في الكروموسوم الثاني في الأنواع الستة المتى الى يمين الشكل ٠



(شكل ١٣ ــ ٦) تخطيطات مبثلة للمجموعة الكروموسومية الأحادية (أيديوجرامات) في أنواع مختلفة لصرصور الفيط من الجنس نيموبيوس • وفئ جميع الحالات نجد الكروموسوم لل اليسار •

وهناك تغيرات أخرى في العدد الأساسي تشبمل فقدا أو زيادة في عدد الكروموسومات الدقيقة أو التي كالنقطة • ويتسبب صغر حجمها ، والصعوبة في تميين الكروموسومات الهتروكروماتينية الاضافية من اليوكروماتينية الضرورية ، في التشكك في استبعادها عنب فقيدها أو أصل نشأتها عند اكتسابها • ففي الدروسوفلا ترايسباينا ، وهو النوع الوحيد في الجنس الذي يعرف أن مجموعته الأحادية تتكون من سبعة كروموسومات , الكروموسوم الزائد عبارة عن كروموسوم صغير أكبر نوعا ما من العنصر الشبيه بالنقطة المعتاد وجوده في كثير من الأنواع ، ويقترح باترسون وستون (١٩٥٢) أنه قبد نشب كسنترومبر و سبائبة » حبرر نتيجية التحام سنترومبرى بن كروموسومين عصويين مع فقد الكروموسوم V والاحتفاظ بالسنترومير « الحرة » مم بعض الكروماتين المتصل بها · والمعتقد أن الكروموسوم ؟ الحامل يمكن أن يخدم كمصدر لسنترومير اضافية ، ولكن للآن لم تعرف حالته على وجه التأكيد حيث انتفع فيها بهذا النوع من التغير • وفي الحالات التي فقد فيها الكروموسوم الشبيه بالنقطة ، كما هو معروف في عدد من أنواع الدروسوفلا ، ليس من المؤكد ما اذا كان قد فقد كلية دون تأثر على الحيوية أو ما اذا كانت أجزاؤه الأساسية قد انتقلب الى الكروموسومات الأخرى عن طريق الانتقال •

التغيرات في الشكل والحجم النسي الكروموسومات

يتضع ما سبق ذكره قبل هذا آن التغيرات في شكل الكروموسومات تجرى عن طريق الانقلابات الشاملة للبينترومير والانتقالات وقد تغير التكرارات أو الاقتضابات الشكل أيضا ، ولكن لا تحدث الانقلابات غير الشاملة للسنترومير الا تعديلا لترتيب الجينات داخل الأذرع ويظهر أن الالتحامات السنتروميرية هي بنوع خاص طريقة سائدة للتغير الكروموسومي في الحيوانات ، أما في النباتات فان معظم الانتقالات التي حللت جيدا تشمل جزءا فقط من الذراع وليس جميعها ، وليس هناك دليل جازم واضح يبين سبب وجود مثل هذا الفرق و وتحدث أيضا تغيرات في الشكل عندما تنفصم الكروموسومات التي على شكل لا ليعطى كل منها كروموسومين عصويين وهناك أدلة على حدوث هذا في الحيوانات ولكن لا يعرف ما اذا كانت السنترومير الاضافية اللازمة لهذه العملية هي بالفعل سنترومير وجديدة، قد تكون مستمدة من كروموسوم اضافي هتروكروماتيني أو أن السنترومير الأصلية قد انفصمت لتعطى سنتروميرين صغيرين ولكنهما رغم ذلك عاملتان والمعروف أن السنتروميرات الطرفية ، كما بين رودز (١٩٤٠) ، غير مستقرة على الأقل في الذرة ، ولكن ربما يتحقق لها الاستقرار في آخر الأمر .

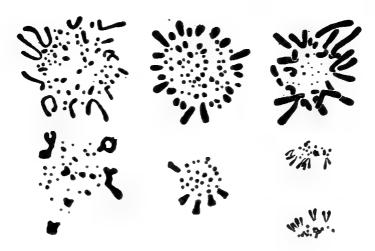
وبالطبع تحول الالتحامات السنتروميرية كروموسومين غير متماثلين الى كروموسوم واحد متماثل حيث انه ، تبعا لهوايت (١٩٥٤) ، يوجد ميل للأذرع المتساوية الطول أن تشملها هذه العملية ، وكما يدل الشكل (١٣٠ – ٥) ، اذا فرض أن الأنواع ذات الكروموسومات العصوية بدائية ، فانه يبدو أن التطور في الدروسوفلا على الأقل ، يكون اتجاهه نحو التماثل (أي نحو تكوين كروموسومات على شكل ٧) ، ولكن على الرغم من أن دراسة ماتاي (١٩٤٩) للسحالي ودراسة هوايت (١٩٥٤) في مستقيمة الأجنحة تؤيدان هذه النظرية فان دراستيهما لا تسمحان بسريان هذا التعميم على جميع المجموعات الحيوانية ، الا أنه يبدو في النباتات أن عدم التماثل ، وليس التماثل ، هو الذي يلازم ازدياد التخصص ويسير معه ، فنجد أشد الأنواع بداءة ذات كروموسومات من الطراز المتماثل بينما الأنواع المتخصصة كروموسوماتها من الطراز غير المتماثل (عصوية أو على شكل آ) (ستبنز كروموسوماتها من الطراز غير المتماثل (عصوية أو على شكل آ) (ستبنز كروموسوماتها من الطراز غير المتماثل (عصوية أو على شكل آ) (ستبنز كروموسوماتها من الطراز عبر المتماثل (عصوية أو على شكل آ) (ستبنز كروموسوماتها من الطراز عبر السات الكريباس (بايكوك ١٩٤٧) التي

يظهر فيها أن عدم التماثل متلازم ليس مع اختزال العدد الكرومومىومى فقط ولكنه متلازم أيضا مع زيادة التخصص في الأجزاء الزهرية والخضرية •

وهذا الاتجاء ليس مطلقا ، ولكن يعرف من الحالات ما يكفى لأن يشير الى أن الأمر ليس عديم المعنوية • فمثلا في الفيشيا (العائلة البقولية) نجد أن الأنواع المعمرة ذات طرز مجموعية متماثلة الأذرع ، في حين أن الحولية غير متماثلة الأذرع • ففي العائلة الزنبقية نجد أن ليليوم ونيفوفيا وآليم ، بصفة عامة ، متماثلة الأذرع وبدائية في حين أن يوكا وآجاف وهاورثيا ونوثوسكوردوم متخصصة وغير متماثلة الأذرع • فاذا كانت الحال هي كما يبدو في أن الالتحامات السنتروميرية هي القاعدة في الحيوانات وأن الانتقالات غير المتساوية هي الأكثر وقوعا في النباتات ، فان هذا يفسر الاتجاه في الطرز المجموعية نحو التماثل وعدم التماثل في الحيوان والنبات على الترتيب •

ويتوقف شكل الكروموسومات الميتوزية في الدور الاستوائي أيضا على وجود أو غياب اختناقات بها وموضعها • فالاختناق الأولى هو , بالطبع ، الناتج عن السنترومير والذي يفصل الذراعين • أما الاختناق الثانوى فيتصل بتكوين النوية ويؤدى الى تكوين تابع أو دالية من أحجام مختلفة • وقد يؤدى تغيير موضع المنظم النويي عن طريق انتقال كما حدث في دروسوفلا اناناس ، الى تعديل الطراز المجموعي • كما أنه يمكن تعويق أو تشجيع تكوين النوية ، كما أوضح نافاشين (١٩٣٤) تبعا لدرجات قوة المناطق المستملة ، أو قد تنقسم المنطقة مع بقاء كلا الجزوين عاملين كما بينت ماكلنتوك (١٩٣٤) ، وكلتا الظاهرتين ينتج عنهما تغيير شكل كروموسومات الدور الاستوائى •

وقد استعمل هوایت (۱۹۵۶) الاصطلاحین ، التماثل وعدم التماثل فی الطرز المجموعیة ، بمعنی مخالف للدلالة علی الاختلافات فی الأحجمام النسمبیة للکروموسومات فی نفس الطراز المجموعی و والی جانسب الکروموسومات الاضافیة الهتروکروماتینیة والتی ، تکون بصفة عامة ، اصغر حجما من الکروموسومات العادیة ، ولو آن ذلك لیس حتما ، فان الکروموسومات الدقیقة منتشرة فی المملکتین النباتیة والحیوانیة (شمکل الکروموسومات الاجاف والیوکا وکلاهما من الصور المتخصصة بهما خمسة کروموسومات کبیرة و ۲۵ من الکروموسومات الأصغر کشیرا فی المجم ، وتقع الکروموسومات الشبیهة بالنقطة التی توجد فی کثیر من انواع



(شكل ١٣ – ٧) الكروموسومات الصفيرة والكبيرة في أنواع الطيور والنباتات اثناء الدور الاستوائي الأول عبينا الطريقة التي تميل بها الكروموسومات الصفيرة الى التجنيع في وسط المغزل ٠ (أعل ال اليسار) أوشيانودروما ليكوروا (بروسللاربيدي) ٠ (أعل في الواحث) ميلوبسيناكوس أنديولاتوس (بسيتاسيدي) ٠ (أعلى اليمين) كيوكيولوس كالوووس و كيوليوليدي) ٠ (أسفل الى اليسار) آناس بلاتيرينكا (أناتيدي) ٠ (أسفل في الوسط والى اليمين) الدور الاستوائي الأول والدور الانفصالي الأول في يوكا فلاسيدا (الزنبقية) ٠ اليمين) الدور الاستوائي الأول والدور الانفصالي الأول في يوكا فلاسيدا (الزنبقية) ٠

الدروسوفلا ضمن فئة الكروموسومات الدقيقة • في حين أن الكثير من انفقاريات تظهر كلا النوعين من الكروموسومات الكبيرة والدقيقة (ماتياى 1929) • ومثلا في السحالي يظهر طرازان مجموعيان مميزان (١) ففي الجيكونيدي واليوبليفاريدي والسنسيدي واللاسيرتيدي توجد سلسلة متدرجة من الكروموسومات ، من الكبير الى الصغير ، بينما (٢) يوجد في المجموعات الحيوانية الأخرى مثل ايجوانيدي وزونيوريدي وجيرهوسوريدي طرز مجموعية تحتوى غالبا على كروموسومات كبيرة على شكل ∇ مع كثير من العناصر الصغيرة (شكلا ∇ 1 م ∇ 1 م ∇ 1 م ع كثير من العناصر المالكروموسومات الكروماتين الكروموسومات الكبيرة بحيث لا تزيد الكروموسومات الصغيرة على السنترومرات الا قليلا •

وليس من المؤكد ما اذا كان هناك أتجاه تطورى أم لا · وحتى فى حالة وجـوده فان المزايا الانتخابية لن تكـون واضحـة مباشرة · ومن الجل أن للكروموسومات حدا من الوجهه الميكانيكية لاقصى حجم لها ولكن لايوجد حد ظاهر لادنى حجم يصل اليه الا أن تكون تحركاته على المغزل ثابتة لا تتغير

جیگونیدی ۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱		
[
ШШшшшш		
VVIIIIIIIIIIIIII		
Пинанийна		
يوبليفاريدى مارورون		

(شكل ١٣ ــ ٨) تخطيطات ممثلة للمجموعات الكروموسومية الأحادية في مجموعتين من السحالي ٠

ا جامیدی	ایجوانیدی
V V V V V	VVVVV V V
111111111111111	گارانیدی VV v v 1111
تثامالیونتیدی	میلودرمانیدی
۷ V V V V V	V V V V V I I
رونیوید قت	رانتوسیدی
ا۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱۱	۷ ۷ ۷ ۱۱۱۱۱۱
انجوبیدی	میرهوبوربیغه
۷ ۷ ۱ ۷ ۷	۷۷۷۷۷ میرهو
v v l l l l l l l l l l l l l l l l l l	اخلليك
VIIIIIIIII	V V V I I I I I I I I I I I I I I I I I

(شكل ١٣ ــ ٩) تخطيطات ممثلة للمجموعات الكروموسومية الأحادية لعشر مجاميع ،ن السحالي ٠

فى حالة وجدود كروموسدومات من حجوم مختلفة , فان الكروموسومات الصغيرة تتجمع عادة في وسط المغزل والكروموسومات الكبيرة تحتل الحوافي.

والمعتقد أن هذا الترتيب يعكس توافقا لتنظيم الكروموسومات على القرص الاستواثى بطريقة ميكانيكية مرضية •

وقد سبق ذكر الفروق المطلقة في حجم الكروموسومات في الباب الخامس ويلزم هنا فقط بحث ما يمكن أن تتضمنه من الوجهة التطورية ومثلا , لايوجد سبب واضح لأن تكون الكروموسومات كبيرة في مستقيمة الأجنحة والبرمائيات وصغيرة في الفقاريات , وكبيرة في النباتات وحيدة الفلقة وصغيرة في ذات الفلقتين ودقيقة في الفطر والبكتريا ومن الواضح أن حجم الخلية يرتبط مباشرة بعدد وحجم الكروموسومات ومقدار DNA لكل نواة (ميرسكي وريس ١٩٥١ آ) ، ولكن لا يعرف ما هو السبب الابتدائي وما هو الأثر الثانوي ، غير أن ستبنز (١٩٣٨ ، ١٩٥٠) قد بين أن اتجاهات معينة قد تتيسر ملاحظتها من الوجهة النشوئية وذلك بصفة خاصة داخل العائلات والى حد قليل داخل الأجناس و

ومن الممكن أن تؤثر الظروف الغذائية (بيرس ١٩٣٧) ودرجة التعدد المجموعي (مانتون ١٩٥٢) ووكر ١٩٣٨) والظروف الوراثية (توماس ١٩٣٦) على حجم الكروموسومات وبالتأكيد، قد بين طوبجي (١٩٤٣) في الهجين (كريباس نجلكتا × كريباس فوليجينوزا) أن تحديد الحجم لابد أن ينبع من الكروموسوم نفسه وليس من مصدر أعم في النواة و الا أنه في بعض المجموعات المعينة قد تحدث زيادة أو نقص في الحجم و

وعلى نحو عام جدا , فان البداءة أشد تلازما من الوجهة النشوئية مع الحجم الأكبر للكروموسومات عنها مع ازدياد التخصص وقد سبق أن بينا هذا في الكريباس (شكل ١٣ ـ ١) حيث نجد كروموسومات الحوليات أصغر من كروموسومات النباتات المعبرة وهذا صحيح لأجناس العائلة المركبة القريبة من الكريباس وفي الديانشاس في العائلة القرنفلية . كاريوفيللاسي) وفي بعض أجناس العائلة النجيلية والعائلة الوعلانية (الكوملنية) ويوجد نفس الاتجاه في السراخس (الحنشارات) (مانتون راكوملنية البولبيودية وهي أكثر تقدما ذات كروفوسومات متوسطة الحجم بينما العائلة السالفينية الأكثر تخصصا ذات أصغر حجم في الكروموسومات بينما العائلة السالفينية الأكثر تخصصا ذات أصغر حجم في الكروموسومات ومن ناحية أخرى ، فقد يصحب التخصص زيادات في حجم الكروموسومات

كما هي الحال في أعضاء معينة من عائلات الحمضية والصليبية والبقلية. والاوناجرية •

وعند مقارنة طبيعة النمو في النباتات وجد أن الأنواع الخشبية ذات كروموسومات أصغر من أقاربها العشبية ويعتبر ستبنز أن هذا الاتجاه يتصل بمورفولوجي الخشب حيث ان بوادي الكامبيوم التي تعطى الخلايا الليفية ذأت أبعاد عرضية صغيرة ولهذا يلزمها كروموسومات صغيرة ولو من أجل اعتبارات ميكانيكية فقط وربعا يبدو أن الثبات النسبي للنسبة النووية السيتوبلازمية قد يتطلب هذا وعليه يكون هناك انتخابات للحجم الصغير ومما يدعم هذا المخيقة في أن رتبة المخروطيات التي لا توجد بها ألياف وبوادي الكامبيوم بها كبيرة نسبيا وثابتة الحجم فان كروموسوماتها البذور الخشبية بداءة اكبيرة الكروموسومات نوعا وكذلك فان أكثس مغطاة البذور الخشبية بداءة الكاكبيرة تخصصا والتي تحتوي على جهاز كبير من الخلايا الليفية في الخسب والتي تحتوي على جهاز كبير من الخلايا الليفية في الخسب والتي تحتوي على جهاز كبير من

ويشير ستبئز (١٩٣٨) أيضا الى أنه يوجد بين مغطاة البنور الخشبية ثبات للكروموسومات من درجة أعلى بكثير من التى تظهر بين الطرز العشبية ويمتد هذا الثبات الى العدد الأساسى الذى يميل الى أن يكون بصفة عامة ، أعلى نوعا من الأنواع العشبية المتصلة القرابة ، وكذلك بالنسبة للحجم والشكل ويتضح أيضا الثبات الداخلى ، أى التجانس فى الطابع الجينى من الحقيقة فى أن الهجن النوعية تظهر غالبا سلوكا ميوزيا منتظما وخصوبة عالية وفمثلا فى الجنس بلاتاناس ، فأن الهجين بين ب وكسيد انتاليس و ب وريانتاليس وهما نوعان يستوطنان أمريكا الشسمالية الشرقية وأوروبا الغربية على التوالى ، وقد استمر انفصالهما بعضهما عن الحصوبة مما يدل على ثبات كروموسومى غير عادى وتظهر الرودندرونان فى شرقى آسيا وأمريكا الشمالية الشرقية ثباتا مماثلا بالرغم من مواطنها الواسعة التباعد وفترات انفصالها الطويلة والواسعة التباعد وفترات انفصالها الطويلة و

ونوع آخر من التغير الذي ينشأ عنه تباين في الطرز المجموعية هــو كسب أو فقد للهتروكروماتين • وفي الحالات التي يوجد فيها كميات كبيرة من

الهتروكروماتين في الطراز المجموعي فأنه يمكن تحقيق تغيرات في الشكل وفي الحجم وفي عند الكروموسومات دون تضحية لأجزاء يوكروماتينية ، وكمَّا بينا سابقا فان الالتحامات السنترومرية في الحيوانات ، والتي يحتمل أن تشمل المناطق الهتروكروماتينية فقط ، ليست ذات تأثير شديد على الفرد ٠ وعلى هذا النحو فان من المرغوب فيه ، من الوجهة التطورية ، وجـود كمية معينة من الهتروكروماتين كعامل أمان يسمح بدرجة أكبر من التباين في الطراز المجموعي عما يمكن في نظام خال من المرونة مكون فقط من اليوكروماتين • ولربما أيضا أن أنواع الترادسكانتيا في أمريكا الشمالية التي لا تحتوى على عتروكروماتين ظاهر مع طراز مجموعي متماثل الأذرع وتقريبا ثابت دون تباين ، وتعوزها المرونة اللازمة لتغير الطراز المجموعي فيما عدا ما يمكن أن يحدث عن طريق الانقلابات • وهذا النوع الأخير من التغيرات منتشر انتشارا واسعا في كل الجنس (أندرسون وساكس ١٩٣٦) ودارلنجتون ١٩٣٧ ، سوانسون ١٩٤٠) ولكن قليلا ماتصادف في الطبيعة أنواع التغيرات الأخرى ، رغم أنها تحدث تلقائيا بمعدلات مرتفعة نسبيا (جايلن ١٩٤٠ ، ١٩٤١) • ومن ناحية أخرى فان أجناس العائلة الكوملينية مثل كاليسسيا وكامبيليا وكوميلينا وسيانوتيس وغيرها الأكثر تخصصا ذات كروموسومات غير متماثلة الأذرع وصغرة جدا في الفالب مما يشير الى أن المقدرة على التغير موجودة في العائلة كما أن ريو ، وهو جنس آخر قريب للترادسكانتيا ، مشهور بأنه خليط للانتقال •

وفى مجموعات أنواع كل من الدروسوفلا والنطاط قد يتسبب كسب أو فقد الهتروكروماتين فى تغير شكل الكروموسومات الى حد كبير • فقد أمكن تمييز سبعة طرز مختلفة للكروموسوم Y ، متروكروماتينية تماما ، فى دروسوفلا سودوأبسكيورا (دوبزانسكى ١٩٣٥) • وتختلف هذه الطرز فى توزيعها الجفرافى ، ثلاثة منها واسعة الانتشار والأربعة الباقية تحتل أماكن محدودة • وفى مجموعة أنواع ريبليتا ، وجدت فى دروسوفلا ميلانوجاستر بالبا فى تشكيلات كروموسومات الدور الاستوائى ثلاث أذرع متروكروماتينية ، فى حين أن دروسوفلا ريبليتا خالية منها واحد رئيسى يفصل بينهما ولا يعرف بالتأكيد من أين جاء الهتروكروماتين واحد رئيسى يفصل بينهما ولا يعرف بالتأكيد من أين جاء الهتروكروماتين (١٩٥٢) أدرجا فى هذا الجنس ٢٨ مثلا لاضافات متروكروماتينية ، على أن

هذه العملية ليست ظاهرة تطورية غير عادية لتباين الطرز المجموعية ويستدل أيضا على عدم ثبات العناصر الهتروكروماتينية من التباين الموجود في كروموسومات الطراز B في الذرة وفي الكروموسومات الاضافية الهتروكروماتينية في الشيلم •

وفي الحشرات المستقيمة الأجنحة ، فان وجود الكروموسومات النظيرة المحتلفة الشكل (وحدات ثنائية غير متكافئة) في الانقسام الميوزى في كثير من أنواع النطاط لدليل على قدر كبير من تعدد الأشكال الكروموسومية (هوايت ١٩٥٤) • ويوجد هذا التباين داخل الأنواع وفيما بينها ، والفرض المنطقي أن للهتروكروماتين دخلا في ذلك • والمعتقد ، أن لهذا النوع من تعدد الأشكال الكروموسومية أهمية تلاؤمية (حيث المفروض أنها كانت تستبعد من العشيرة لو أنها كانت محايدة أو ضارة) • وفي الجنس ترايميزوبتريس هناك مايشير الى أن هذه العملية حديثة النشأة • ففي الجنروميزوميرات قرب أطراف الكروموسومات) في حين أنه في الأنواع الأكثر المستروميرات قرب أطراف الكروموسومات) في حين أنه في الأنواع الأكثر الكروموسومية • ويدل وجود التباين داخل النوع على أن الظاهرة لم تثبت بعد بالرغم من أن درجة التباين تختلف بين الأنواع وكذلك من عشيرة الي أخرى داخل النوع •

ومما سبق ذكره ، يتضع في جلاء مقنع ، أن للكروموسوم تعلورا خاصا بذاته خلاف مانعرف للآن أنه يتصل بالتغير الجينى ، كما أن بعض الاتجاهات النشوئية المعينة تكون مصحوبة بتغيرات كروموسومية ، الا أن الوقت لايزال مبكرا لان نقرر ما اذا كانت هذه العلاقات عشوائية أم سببية ، ونحن في حاجة الى دراسات كالتي أجريت على أنواع الدروسوفلا والكريباس لكى نفهم تماما تغير الطوابع المورفولوجية للطرز المجموعية من وجهة النظر التطورية ، في حين يلزم القيام بعمل احاطات مسحية في المجموعات الحيوانية كالتي أجراها ستبنز (١٩٣٨) في المملكة النباتية ، وهناك مثلا ، فجوة واضحة الراوة في معلوماتنا عن سيتولوجي الرئيسيات (بريميتات) على الرغم من الثروة في المواد والهجن النوعية في حدائق الحيوان ، غير أن البيانات التي تراكمت بالفعل تدل على فائدة طرق الموضوع عن سبيل السيتولوجي المقارن الى جانب الوراثة وكيمياء الخلية ، وذلك جدير بأن يكشف بتفصيل أكبر المرونة التي تتمتع بها المواد الوراثية في الخلية ويكشف كذلك جميع المرونة التي تتمتع بها المواد الوراثية في الخلية ويكشف كذلك جميع تحديداتها ،

الباب الرابع عشر مصوراً نظم تعيين (مجنس

كروموسوم الجنس أو كروموسوم X عنصر كروموسنومى من عناصر الطراز المجموعى وهو موجود بطريقة أو أخرى فى معظم الحيوانات الراقيسه ان لم يكن فى جميعها وفى كثير من الأنواع النياتية • وقد أدرج ألن (١٩٤٠) ٧٠ نوعا من مغطاة البذور منتشرة وموزعة على ٢٥ عائلة أبلغ فيها عن وجود كروموسومات للجنس يمكن تمييزها ، فى حين لم يمكن فى ٤٦ من الأنواع الثنائية المسكن بحثت سيتولوجيا ، تمييز مثل هذه العناصر (معروف ٥٠٠٠ نوع أو آكثر ثنائية المسكن فى مغطاة البذور) •

وقد يوجد الكروموسوم X في التزاوج • ومن النادر ، كما في الميلاندريوم ، أن للكروموسوم X في التزاوج • ومن النادر ، كما في الميلاندريوم ، أن يكون للكروموسوم Y دور ايجابي في تعيين الجنس • كما أن وجود الطراز XO بكثرة في مجموعات منفصلة واسعة التباعد يدل على أن الكروموسوم Y قد تكرر فقده أثناه التطور • والى جانب تباينه الشديد في الشكل والحجم حتى داخل النوع الواحد ، كما هي الحال في دروسوفلا سودو _ أوبسكيورا ، فان طبيعته الهتروكروماتينية التامة أو الجزئية تدل على أن من الممكن الاستفناء عنه ، الى درجة معينة ، وأن الاحتفاظ بالكروموسوم Y مكون ضروريا الا في حالة احتياج الكروموسوم X الى قرين للتزاوج لكي يكون توزيعه طبيعيا أثناء الانقسام الميوزي أو في الحالات التي لا يزال يملك فيها الكروموسوم Y وظائف وراثية ذات طبيعة أساسية •

وقد مرت كل من كروموسوهات X وكروموسوهات Y بعملية تطورية حتى حصلت على خصائصها الميزة لها والى الآن لا يعرف التتابع الايجابى ، فى مجموعة من الكائنسات المتصلة القسرابة ، للخطوات التى تكشف الطريقة التى يتحول بها أحد الاتوسوهات غير الميزة الى كروموسوم

أو كروموسوم Yعالى التمييز ، ولكن أمكن ادراك مايكفى من الأمثلة المختلفة فى درجات التمين لكى يسمح بوضع نهج دقيق مقبول للأحداث التى يمكن أن تؤدى الى مثل هذه النتيجة النهائية •

والاستحداث التجريبي للحالة الثنائية الجنس (الثنائية المسكن) من حالة خنثية (أحادية المسكن) سابقة ، كما تحقق عدة مرات في السدرة (امرسون ١٩٢٤) ، (جونز ١٩٣٩) ، وكذلك نقل تعيين الجنس من كروموسوم الى آخر في السمك ، ليبستس (وينجي ١٩٣٢) ، يؤكد الحقيقة في أنه بينما نجد أن فصل الجنسين ثابت تقريبا في الحيوانات الراقية فان الحصول عليه ، رغم ذلك ، من الحالة الحنثية سهل نسبيا ، على الأقل تحت الظروف التجريبية ، وعلى العكس من ذلك ، فان الرجوع الى الحنثية من الحالة الثنائية للجنس في أنواع معينة من الجوفيعويات والديدان الأسطوانية وشوكيات الجلد (تتميز هذه القبائل بكونها غالبا ثنائية الجنس) يدل على أن تكوين نظام كروموسومي لتعيين الجنس لا يضمن الفصل الدائم المطلق للجنسين ، وهذا صحيح ، بنوع خاص ، في النباتات حيث يبدو أن الحالة المنائية المسكن معرضة للارتداد بسهولة الى الحالة الحنثية (الأحادية المسكن عن طريق الطفور أو التأثير البيئي (لووينج ١٩٣٨) ، آلن ١٩٤٠) ،

غير أن وجود جنسين منفصلين لا يعتبر بأى حال دليلا على وجود أساس كروموسومي أو وراثي لتعيين الجنس وطبعا في الكائنات الخنثي يعتبسر تكوين البيضات والاسبرمات بكل جلاء موضوع تميز هستولوجي والتطور الجاميطي في نبات الموس فيوناريا ، مثلا ، يعطى انثريدات واسبرمات على الفروع القمية بينما تعطى الفروع الجانبية اووجونيات (أدكيبجونيات) وبيضات والظاهر أن التميز الجنسي يتعين عند وقت التفرع ، والطور البوغي الثنائي المجموعة في هذا الجنس محايد و أما الطحلب ، كوديوم ، والعرض صورا متباينة ، ففي النبوع ك ويسكورتيكاتم نجد كلا من الأجسام الذكرية والأجسام الأنثية على نفس النبات الثنائي المجموعة و في حين أن الأفراد في ك وتومنتوزم تكون اما ذكورا واما اناثا وأما النوع ك والأجسام الأنثية على نفس النبات الثنائي المجموعة والأجسام الأنثية على نفس النبات أما النوع ك المؤنثة على نفس النبات في بعض السنة ، ولكن مع اقتراب الحريف يحل الأنثية على نفس النبات في بعض السنة ، ولكن مع اقتراب الحريف يحل اختلاف موسمي فتكون الأفراد الجديدة الناتجة اما ذكورا واما اناثا و أما افتان مع مجموعات اللافقاريات تكون في مجموعها في غالبيتها خنثية ، وحتى في الحيوانات اللافقاريات تكون في مجموعها أو في غالبيتها خنثية ، وحتى في الحيوانات اللافقاريات تكون في مجموعها أو في غالبيتها خنثية ، وحتى في الحيوانات اللافقاريات تكون في مجموعها أو في غالبيتها خنثية ، وحتى في الحيوانات اللافقاريات تكون أن يكون أن يكون أن يكون أن يكون أن يكون أن غالبيتها خنثية ، وحتى في الحيوانات الثنائية الجنس يمكن أن يكون أن

العميز الهستولوجي هو السبيل في تعيين الجنس و تعتبر المعودة البحرية، دينوفيلوس ، مثلا لذلك ، حيث تنتج الأنثي في نفس المبيض بيضا كبيرا وبيضا صغيرا , ينشأ منه , سواء أخصب أو لم يخصب ، اناف وذكور على الترتيب .

ويعرف فى دودة البونليا وفى نبات ذيل الحصان ، اكويسيتوم تعيين بينى للجنس ، فالبيض فى البونليا متماثل الامكانيات الكامنة ، ولكن تنمو الأفراد المستقلة فى معيشتها الى انات ، أما التى تلتصنى بأفراد قديمة فتنبو الى ذكور غير مكتملة الأعضاء تعيش طفيلية داخل الأعضاء الجنسية للاناث ، أما نبات ذيل الحصان فأنه اذا نما فى الضوء القوى للشمس وتعتم بتغذيبة كافية فأنه يعرض اتجامات أنثية واضحة فى حين أن الظروف المضادة تؤدى الى الذكورة ، ولا يعرف ما اذا كان هناك أساس وراثى خفى للجنس لايمكن ادراكه في هذه وما يشابهها من الكائنات ،

ولهذا فانه يبدو أن كل جنس به امكانيات الجنس المضاد ، ويمكن بيان عدا بأعظم وضوح في الأنواع التي يعوزها نظام وراثي قوى لتعيين الجنس ولكن مع ذلك يمكن بيان ازدواج الامكانيات الكامنة حتى في الحالات التي تشمل نظاما كروموسوميا حاسما • وبالطبع يمكن تقوية أو اضعاف الفصل بين الجنسين عن طريق تأثير الهرمونات على خصائص الجنس الثانوية • ولكن لا حاجة بنا منا الى بحث هذه التأثيرات •

ومع ذلك فان ازدواج الامكانيات الكامنة للجنسين موجود ضمنا في نظرية التوازن لبردجز (١٩٣٢) وكذلك في نظرية جولهشمهت (١٩٣٤) المبنية على بينية الجنس في اللمانتريا و تعتبر نظرية بردجز أن الأنوثة والذكورة في نظام XX-XX لتعيين الجنس في العروسوفلا ، هي انعكاس لتأثير متوازن بين الكروموسومات X والأوتوسومات و فالأولى تؤثر على التكوين ليسير في الاتجاه الأنثوى والثانية لكي يسير في الاتجاه الذكرى وان هذا النظام متوازن بحيث ان النسبة ، كروموسوم X واحد الى مجموعة أوتوسومية واحدة تؤدى الى اناث بينما تؤدى النسبة ، كروسوم X واحد الى مجموعة الى مجموعتين أوتوسوميتين الى ذكور وليس للكروموسوم Y في هذا النظام تأثير على الجنس و

وقد تبينت صحة نظرية التوازن من دراسة انات ثلاثية المجموعة ٠

فعند تلقيح هذه الانات بذكور ثنائية المجموعة يصبح من المكن الحميول في النسل على أعداد كروموسومية متباينة • ولكن لا يعيش منها الا توافيق معينة • فيكون التوفيق 3X:3A أنثى ثلاثية تختلف فقط عن الأنثى: 2A العادية في بعض الصفات الناجمة من التعلد المجموعي ، ويعطى التوفيق AX:3A لل 3X:3A وينا أفراد بينية الجنس (جدول ١٤ - ١) •

ونتيجة للبحث عن جينات تعين الأنوثة في الكروموسوم X (دوبزانسكي وشولتز ١٩٣٤ ، ببكين ١٩٤٠ ب) وعن جينات تعيين الذكسورة في الأتوسومات (ببكين ١٩٤٧) تبين عدم وجود مناطق خاصة بتعيين الجنس ويمكن أن يعنى هذا شيئا من اثنين : أنه يوجد عديد من الجينات ذات التأثير المتساوى يعمل الموجود منها في الكروموسوم X في الاتجاه الأنثوى والموجود منها في الاتجاه الذكرى و أو أنه لاتوجد جينات بالمعنى التقليدي المعروف ولكن يسود نوع مختلف من التوازن تفرض فيه الكروموسومات/الكاملة ، وليست الجينات الفردية ذات السلوك المندلي ، الطابع التكويني للفرد و أما في الليمانتريا ، حيث الأنثى هي الجنس المختلف الجاميطات وحيث تختلف معينات الجنس في قوتها ، فقد شبه جولد شمدت الجاميطات وحيث تختلف معينات الجنس في قوتها ، فقد شبه جولد شمدت يلمب دورا أساسيا فيها و غير أن التفسير الكامل لتعيين الجنس في الليمانتريا لا يزال للآن منتظرا و

على أن هناك حالات معروفة يعين الجنس فيها جينات مفردة أو مناطق كروموسومية معينة • فالطرز التزاوجية في كثير من الكائنات الدقيقة كالنيوروسبورا مثلا ، محكومة بجيئات بالمعنى المندلي للاصطلاح وليو أنه من الأصح أن نتكلم في هذه الحالات عن تفاعلات للتوافق بدلا من تعيين الجنس بمفهومه المعتاد • آما في الدبور هابروبراكون ، حيث تكون الذكور بصفة عامة أحادية المجموعة والاناث ثنائية المجموعة ، فهناك نظام لتعيين الجنس مبنى على سلسلة من تسعة اليلات على الأقل (أو غير اليلية واقعة في كتلة من الكروماتين لا يحدث فيها عبور) • وتنتج الاناث في الحالة الثنائية للمجموعة عندماتكون هذه الجينات في حالة خليطة ولكن في الحالة الأحادية الأليل (احادي المجموعة) أو الحالة المتعاثلة (عمن العسير فهم طريقة العمل في نظام مثل هذا •

التركيب الكروموســـومى والجنس في الدروســوفلا والميـــلاندريــــوم (عن وارمكي ١٩٤٦) 🛦 = مجموعة أوتوسومية ·

خنثی (احیانا ازمار گه)	ذكس (أحيانا أزمار في) •ر٣	ذکس (احیانا ازهار ه _ه) ۰ر۲	د کر	ر کی در کار	ورد. درکسی میرد	میلاندریسوم النسبه البسبه	
XXXXX		AXXXXX AXXX AXXX AXXX AXXX	S XXXYY	XXXXX XX XXX	XXX		راس وارسی د ۱۰۰ است. مجموعه او توسومیه
4A	3A 4A	2A 3A 4A	4A	2A 3 A 4A	2A 2 A	التركيب الكروموسومى	1
٣٣٠.	•	• ٧٠٠	۷۲۰۰	Ċ.	100	النسبة X/A	رازسی ۱۹۹۰
ذكر فائق	ړې	بينية الجنس	بينية الجنس	هن:	أنشى فاثقة	دروسسوفلا	9
×	XXX XXX XXX	XXX	XXX	XXXX XXX XXX XXX	XXX	كيب الكروموسومي	
3A	2A 2A 2A 4A	44	3A	2A 2A 3A 4A	2A	التركيب	}

(نظام XX-XY)

الاحتمال كل الاحتمال أن انطرز الثنائية الجنس التى تعتمد على أساس كروموسومى مستتب قد نشأت من حالة خنثية (وفى النباتات يحتمل أن تكون من الحنثية الى وحلة المسكن الى ازدواج المسكن) أو من حالة ثنائية للجنس لا تتعين وراثيا و واذا صحت وجهة النظر هذه ، فانه يصبح من الفرورى أن نفسر تطوريا كيفية تكوين كروموسوم للجنس فائق التميز من كروموسوم غير متميز يشبه ، أساسا ، الأوتوسوم وحيث أنه يجب ، في مبدأ الأمر على الأقسل أن يكسون لكروموسوم الجنس هذا قرين في التزاوج ، هسو الكروموسوم Y ، فلا بد أن يكون لهذا الكروموسوم أيضا تطور ولسكن الكروموسوم أيضا تطور ولسكن الكروموسوم أنه يختلف تماما عن تطور الكروموسوم X ويدل بحث تركيب الكروموسوم X في الذروسونين من الدروسونين المنابق أنهاء الكروموسوم على أن تغيرات ذات الكروموسوم X في الذرو السابق لهذه الكائنات و التاريخ السابق لهذه الكائنات و

وليس من المتوقع أن نجد جميع مراحل التكوين الانتقالية لمثل هسندا النظام الكروموسومي متوافرة للدراسة في مجموعة من الكائنات الوثيقة القرابة وليس هناك شك في أن التميز الجنسي قد نشأ مستقلا في عدد من المجموعات المختلفة النباتية والحيوانية وفي الوقت الذي قد يبدو فيه أن وجود كروموسومات الجنس قد يهييء أساسا مشتركا لأصل النشأة ، الا أن الحقيقة في أن مظاهر متشابهة غالبا ما تعينها مركبات جينية مختلفة تماما ، تحذر من اقتسراح أي نظرية موحدة لتعيني الجنس حتى على المستوى الكروموسومي ومع ذلك ، وفي اطار هذه التحديات ، فان كشف خطوات معينة في تتابع الأحداث يسمع بتفهم جرئي على الأقسل لكروموسومات الجنس ولكن ، الى الآن ، مازال المدى الذي يمكن اليه تعميم هذا على تطور جميم صور كروموسومات الجنس باقيا دون تحديد .

وان في الوجود الواسع الانتشار للأنواع الخليطة الاخصاب والذاتية العقم فيما بين الكائنات الخنثى للدليلا على القيمة التطورية للتوافيق الوراثية الجديمة وان فصل الجنسين يمثل تقوية ايجابية لهذا النظام • ويمكن تحقيق حدا في الذرة في خطوتين طفريتين • فالطفرة « حبوب الشوشة

tassel - seed (ts) جين متنبح يحول الازهار الطلعي الطرفي الي ازهار متباعى في حسين أن و عديم الحسريرة (silkless (sk) طفرة أخسري متنحية تتسبب في بوار البويضات · والجين لله يتفوق على اله أي ان النبات الأصيل لكلتا الطفرتين (ts ts sk sk) به ازمار جانبي عادة يحمل بويضات بينما الازهار الطلعي الطرفي يتحور الى الحالة المتاعية • أما النباتات التي بالتركيب (Ts ts sk sk) فتكون طلعية تماما حيث يكون الازهار الطرفي عاديا (طلعيا) أما الكيسزان الجانبية فلا تحمل الا بويضات بائرة • ولا يعطى التلقيع بين هذين التركيبين العاملين الا نباتات أنثية (متاعية) (Ts ts sk sk) ونباتات ذكرية (طلعية) (Ts ts sk sk) مم كون الذكر هو الجنس المختلف الجاميطات • وهذان الجينان ليسا مرتبطين ، ويصبح زوج الكروموسومات الذي يحمل ts و Ts معادلا للكروموسومين X و Y على الترتيب · غير أن اعتماد هذا النظام على الاجتفاظ بالجينات واضح • ومن المكن الاحتفاظ بفصل الجنسين الى غير ما حد • وقد يسين جونز (١٩٣٩) أن من المكن عن طريق الانتخاب ، تراكم جينات محورة تؤثر على تثبيت الذكورة أو تثبيت الأنوثة • والى جانب هذا يوجد ١٠٠ جينا أو أكثر تؤثر على الذكورة أو الأنوثة في الذرة بطرق مختلفة ، والمعتقسه أن كلا منها يمكن أن يعزز نظاما ناشئا بمجرد تحقيق تكوينه ٠

وفى سلالة الفرة الثنائية المسكن التى استحدثت تجريبيا والتى وصفناها فيما سبق ، يتشابه الكروموسومان X و Y فى التركيب أى أنهما Y يتمتعان بالخصائص المبيزة التى تشاهد فى كثير من كروموسومات X الجنس فى كل من النباتات والحيوانات ، ومما يعرف عن كروموسومات Y كلا من هذين الكروموسومين مختلفا عن الآخر وكذلك عن باقى عناصر الطراز لكل من هذين الكروموسومين مختلفا عن الآخر وكذلك عن باقى عناصر الطراز المجموعى ، عدد من الجطوات المتصلة : (١) تراكم العوامل فى الكروموسوم X التى تحكم تكوين الجنس المتماثل الجاميطات ، (٢) ويصاحب ذلك تراكم العوامل التى تحكم تكوين الجنس المختلف الجاميطات المضاد فى الكروموسوم Y أو الأوتوسومات ، (٣) عسزل الكروموسوم Y عن الكروموسوم Y العوامل العبور حتى يمكن الاحتفاظ بالتوافيق الجينية التى فى جانب فصل الجنسين ،

ويمكن أن تسير الخطوتان الأوليان ببطء أو بسرعة تبعا لضغط عمليتي

الطفور والانتخاب , كما أن صرامة هذين النظامن تكون انعكاسا لكفاية ضغطيهما • وانه ليبدو أن حالة مستتبة قد تكونت في الدروسوفلا في حين أنه لا تزال توجد في ليبستس حالة مرنة نسبيا • ومن المحتمل جدا أن يبدأ عزل الكروموسوم X عن الكروموسوم Y بتكوين كيازما ثابتة الموقع ، وهي خطوة يمكن تعزيزها وراثيا أو سيتولوجيا أي عن طريق التغرات ٠ وبمجرد امتناع حدوث العبور في منطقة ما فان الانتخاب الطبيعي يقل أو يقف تمساما بحيث لا يكفى لمنسع التدهور الوظيفي لمعظم الجينات عن طريق الطفور • والحقيقة أنه ، نظريا ، يجب أن ينتج الضغط الطفرى تماما هذه الحالة (مولر وبينتر ١٩٣٢) • ولهذا يعتبر الحمول الجيني في الكروموسوم Y في الدروسوفلا هو نتيجة مباشرة لعيزله عن الكروموسوم X وأن الوطائف الجينية ، المعتقد أنها كانت في وقت ما تخصه ، اما أن تكون قد انتقلت الى الأوتوسومات واما أن تكون قد استعيض عنها بطفرات أخرى في غيره من الكروموسومات , ويبدو أن من المعقول أيضا أن نفرض أن الحمول الجيني للمناطق السنترومرية أو لكروموسومات أخرى في الدروسوفلا وكذلك في كثير من الكائنات الأخرى ، ينشأ من انتظام فشل وقوع العبور بهــا • الا أن تناظر أجراء معينة من المنطقة الحاملة في الكروموسوم X مع الكروموسوم Y في دروسوفلا ميلانوجاستر قد يعني أن الانتقال أيضا له دخل في نشأة هذه الأجزاء بعد أن استقر بها الحمول (مولس وبينتسر . (1988

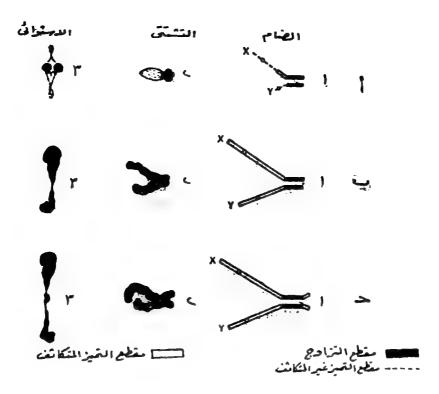
وبوجه عام يعرف الحمول الجينى ، بالمعنى المندلى ، والهتروكروماتين على انهما ، على الترتيب ، التعبيران ، الوراثى والسيتولوجى ، لنفس الحالة فى الكروموسوم • ويشير هذا ، من حيث الجوهر ، الى أن الهتروكروماتين يتكون من اليوكروماتين فى نفس الوقت أو فيما بعد عن طريق عملية تدهور جينية وتكوين اختلاف فى السلوك الدورى الذى يسمع بالتمييز السيتولوجى للهتروكروماتين • ولربما تكون نقطة النهاية لمثل هذا الاتجاه التطورى ، الذى يدخل و هجينا تركيبيا دائما ، فى نظام تؤدى وظائفه طبيعيا (دارلنجتون ١٩٣٧) ، عملية تحول جميع الكروموسوم ٢ الى متروكروماتين (دارلنجتون ١٩٣٧) ، عملية تحول جميع الكروموسوم ٢ الى متروكروماتين هذه الكروموسومات تكون عرضة للفقد أو التغير فى كل من الشكل والحجم • وقد حدث فقدها فى كثير من المجموعات لتعطى الذكور من الطراز ٢٥٠٠ بينما يمكن أن نجد التنوع الشكلى فى الكرومؤسوم ٢ فى دروسوفلا

سودوابسکیورا حیث قد عرفت سبع صور للکروموسوم ۲ (دوبزانسکی ۱۹۳۵) -

ويؤدى فقد الكروموسوم Y الى عزل الكروموسوم X فى الأفسراد XO وهذا يشير الى أن الكروموسوم X سيتحول بالمثل الى هتروكروماتين. ويبدو هذا صحيحا فى الذكور XO فى أنواع النطاط مثلا حيث لا يعرف للكروموسوم X وظيفة وراثية واضحة أو هامة سوى وظيفته فى تعيين المجرود وستبنز ١٩٥٠) ، غير أنه تجب الاشارة الى أن التلازم الموجود بين الهتروكروماتين والخمول الجينى ليس تاما بأية حال حيث ان عملية التحول الى هتروكروماتين قد تظهر فى طراز من الخلايا ولا تظهسر فى طراز آخر ، حتى فى نفس الفرد (هوايت ١٩٥٠) ، ومن ناحية أخرى فان المدليل على امكان اشتقاق الهتروكروماتين من اليوكروماتين وعلى أن خفض فان المدليل على امكان اشتقاق الهتروكروماتين من اليوكروماتين وعلى أن خفض الموتوسومي الى هتروكروماتين بعد انتقاله الى الكروموسوم X فى أنظمة الاعوسومي الى هتروكروماتين بعد انتقاله الى الكروموسوم X فى أنظمة (سميث ١٩٥٢) ، هوايت ١٩٥٤) ،

ويمكن اعتبار الكروموسومات X الموضحة بالشكل 18 ـ ١ أنها تمشل المراحل الوسطية للتمييز فيما بين كروموسومات X الناشئة في سلالات الذرة الثنائية المسكن وكروموسومات X الهتروكروماتينية تماما في النطاط ويوجد بكل من هذه الكروموسومات مقطع للتزاوج ومقطع للتميز فاذا كانت الجينات الأساسية للجنس تقوم بعمل و الزناد ، في تحديد اتجاه التكوين نحو الأنوثة أو الذكورة ، فإن قوى الانتخاب تميل إلى حمايتها من التعرض إلى عملية الانعزال العادية ويحقق هذه الغاية تطور المقطع المين الذي يحوى جينات الجنس ، ويشير الانتشار الواسع لوجود مقاطع التميز ومقاطع التركيبي الدائم) إلى ومقاطع التركيبي الدائم) إلى هذا على أنه خطوة أساسية في تكوين كروموسومات مميزة للجنس و

ويتبع تطور الكروموسوم الذي سيؤول الى Y تطور الكروموسوم X ولكن في اتجاه مخالف وقد يحتوى المقطع الميز له أو لا يحتوى على جينات للجنس وفاذا احتواها فانها يجب أن تؤثر على تكوين الجنس المضاد أما اذا لم يحتو على مثل هذه الجينات فان الأوتوسومات تأخذ على عاتقها

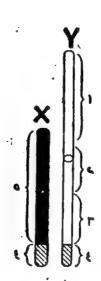


(شكل 18 - 1) بيان تغطيطي لتركيب كروموسومات الجنس في خمسية أجناس من الحيوانات الكيسية (الجرابية) وفي عدة مراحل للانقسام الميوزي الأول (أ) تركيبات نموذجيسة للكروموسومين \mathbf{X} في أجناس دازيوروس وساركوفيلوس وفاسكولاركتوس \mathbf{X} (ب) في جنس سيدوكيروس \mathbf{x}

هذه الوظيفة ، ويتوقف مصير الكروموسوم Y من الوجهة التطورية على أى الحالين هو القائم • وفي الدروسوفلا ، حيث الجزء الأكبر من الكروموسوم Y ليس له جزء نظير في الكروموسوم X ، فانه يبدو أن هذه الحطوات قد تحققت ولم يحتفظ الا ببعض وظائف ثانوية للجنس (أي جيئات للخصوبة) • وأن في استمراد الحمول الجيني آكثر من ذلك في الكروموسوم تمهيدا لمرحلة فقده بصفة مستديمة •

وربما يكون فى بحث الموقف فى نبات ميلاندريوم آلبوم (وارمكى ١٩٤٦، وسترجارذ ١٩٤٨) بالتفصيل ايضاح للنقط التى أثيرت ويمكن اعتبار أن هذا النوع يحتل مركزا وسطيا من حيث تعيين الجنس بين مرحلة البداية

في الفرة والنظام المسعم المعروف في الدووسوفلا ميلانوجاستر أو حتى الحالة XO تظرفا التى بلغها التطور فى الكائنات XO حيث استغنى فيها تماما عن الكروموسوم Y ويوضح الشكل 1 - Y طبيعة الكروموسومين X و Y وفى ميلاندوروم آلبوم • فالمنطقة رقسم Y فقط هى المتسائلة فى كالكروموسومين ويقتصر التزاوج والعبور فى كل كروموسوم على هذه المنطقة وتؤلف المناطق Y و Y و Y الجزء المميز للكروموسوم Y والمنطقة رقم ها المقطع المميز للكروموسوم Y تضفى المنطقة رقم المراكز أثرا Y بنا للأنوثة , فاذا غاب هذا الجزء من الكروموسوم Y تضفى المنطقة رقم أما المنطقة رقم Y بغمل يشجع الذكورة حيث ينتج عن غيابهسا موردى للخصوبة المنكرية ولكنها غير لازمة لتكوين الأعضاء الذكرية أو كبت ضرورى للخصوبة الذكرية ولكنها غير لازمة لتكوين الأعضاء الذكرية أو كبت الأعضاء الذكرية أو كبت الأساسية للأنوثة ولهذا فان للكروموسوم Y تأثيرا ذكريا ايجابيا يستلزم الأساسية للأنوثة ولهذا فان للكروموسوم Y تأثيرا ذكريا ايجابيا يستلزم الأساسية للأنوثة ولهذا فان للكروموسوم Y تأثيرا ذكريا ايجابيا يستلزم الأساسية للأنوثة ولهذا فان للكروموسوم Y تأثيرا ذكريا ايجابيا يستلزم



(شكل 1 – 7) رسم تخطيطي للكروموسوم X (الى اليساد) والكروموسوم Y ويؤدي (الى اليمين) في نبات ميلاندريوم Y منطقة كبت المتاع في الكروموسوم Y ويؤدي غيابها الى تكوين ثنائي الجنس (متاع وطلع) Y ، Y منطقة أساسية لتشجيع الطلع يؤدي غيابها الى تكوين المتاع فقط Y ، Y منطقة أساسية لحصوبة الأسدية يتسبب غيابها في بواد (المتك Y ، Y منطقة التزاوج في كل من الكروموسومين X و Y (الأطوال المبيئة بالتخطيط عرفية نوعا ما) Y ، Y ، Y ، Y .

الاحتفاظ به ، ولكنه يضغى هذا الأثر عن طريق كبت الأنوثة وكذلك عن طريق تشجيم الذكورة •

ويمكن رؤية الأثر التوازنى للكروموسسومين X و Y في جدول 18 مدون ويؤدى غياب 1 حيث قورنت بالموقف في دروسوفلا ميلانوجاستر ويؤدى غياب الكروموسوم X الى غياب الذكور ولكن تظهر الذكور أو بيضات الجنس (خناث) حيث توجد الكروموسومات Y ومن الجل أن كروموسوم Y واحد أقوى من كروموسوم X واحد ولكن في حالة وجود تعدد مجموعي مكتمل أو غير مكتمل للأوتوسومات ، فمن الممكن أن تصبح الفروق غير واضحة المحالم ، حيث ان هناك دليلا على أنه من الممكن أن تضغى الأوتوسومات اتجاهات ضعيفة لتعيين الذكورة والأنوثة و

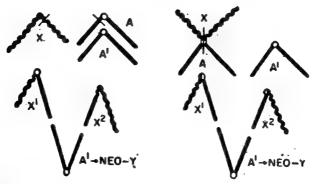
التغيرات في التعيين الكروموسومي للجنس

فى الحالات التى يتوقف فيها تعيين الجنس على نظام كروموسومى , فانه من الأيسر فرض أن الحالة XX - XX هى الحالة البدائية , وليس ذلك فقط بسبب انتشارها خلال عالم النبات وعالم الحيوان , ولكن ذلك يرجمه الى قابليتها لاشتقاق جميع الطرز الأخرى منها • ومع وجود حالات XX معروف الآن أنها مشتقة من طراز XO سابق ، الا أنه من المنطق أيضا أن نفرض أن الطراز XO السلفى مشتق سابقا من حالة XY آكثر بدامة •

وحتى فى طرز XY نفسها ، يوجد تباين مذهل فى كل من حجم الكروموسومين وفى طريقة انعزالهما أثناء الانقسام الميوزى (هوايت١٩٥٤ ، شريدر ١٩٥٨) • ويبدو أن هذا صحيح بصفة خاصة ، فى الحشرات • ومن المكن ألا يكون ذنك دون سبب ، حيث ان الامكانيات الواسعة للتكاثر فى هذه القبيلة يمكن أن توفر للانتخاب تغيرات لا حصر لها ، قد يكون معظمها فى غير المصلحة ولكن البعض منها يمكنه البقاء وقد بقى فعلا • وانه لمن المتوقع أن يكون الكروموسومان X و Y ، وبصفة خاصة الأخير ، عرضة للتغير أكثر فاكثر كلما ذاد إتصالهما بتميين الجنس وذلك على حساب استبعاد الوظائف الوراثية الأخرى •

وكما اشرنا سابقا في دروسوفلا سودوابسكيورا نجد طرزا مختلفة من الكروموسوم Y في كثير من الأنواع ، حيث أن خمولها الوراثي يسمع بتنوع الشكل والمحتوى الكروماتيني دون تعويق لحيوية الفرد · وكما حدث في عدد من أنواع الدروسوفلا ، قد يحدث الفقد الكامل للكروموسوم Y نتيجة لحموله الوراثي الكلي أو لانتقال أجزائه الأساسيه الى الأوتوسومات · وفي مثل هذه الظروف ، يجب أن يهيئ الكروموسوم X نفسه للحركة المستقلة على المغزل · ويمكننا أن نرى في الهتروبترا تمهيدا لهذا النوع من السلوك الأصيل فيها ، حيث نجد في معظم الأنواع أن الكروموسومين السلوك الأصيل فيها ، حيث نجد في معظم الأنواع أن الكروموسومين كلاول الميوزى ، بينما في أنواع أخرى لا يتزاوج مطلقا هذان الكروموسومان ولكن ينقسمان شطريا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ ب) · ويحدث اتحاد وقتي ولكن ينقسمان شطريا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٨ ب) · ويحدث اتحاد وقتي أن هذا ييسر انعزالهما · وتتبع الأنواع OX من نفس المجموعة نهجل محاثلا ولكن ينمزل الكروموسوما X الى أحد القطبين عند الانقسام إلماني هيهتقلا ولكن ينمزل الكروموسومات ·

ويمكن أن تؤدى حالات XO, عن طريق انتقالات مع الأوتوسومات الى نشأة نظامين كروموسوميين جديدين مختلفتين تبعا لما اذا كان X عصويا أو على شكل V والحالة الأخيرة موضحة بالشكل V و وقد أدى الانتقال



(شكل ١٤ ـ ٣) بيان تخطيطى يبين نشأة النظام X ي من الطراز XO الأصلى المذكر • الخطوط الونيعة تدل على مواضع الانفصامات • وتدل الخطوط الفليظة المستقيمة على يوكروماتين الارتوسومات كما تدل الخطوط الفليظة المهوجة على متروكروماتين الكروموسوم Y الأصلى •

الى تكوين حالة ناشئة X_1X_2 وعن طريق الالتحامات السنتروميرية بين كروموسوم X_2 وحد الأوتوسومات يتحول أوتوسوم الى كروموسوم X_2 يقتصر وجوده على النسل من الذكور , ليعطى حالة XX_2 ناشئة X_3 وقد حلث هذا فى أربعة عشر جنسا فى مجموعة النطاط , ليست شديدة القرابة وكل منها مستقل عن الآخر (هلويج ١٩٤١ ، ١٩٤٢) X_3 ويوجد فى ثلاث حالات منها دليل قسوى على أن الكروموسوم X_3 الناشىء ، الذى تحول الآن الى هتروكروماتين لم يعد متناظرا مع الجزء المفروض أنه كان نظيره سابقا فى الكروموسوم X_3 الناشىء X_3

ومن هذه الناحية , تعتبر حالة النوع دهسبروتتكس فيريديس، هامة ففي النويع وه • ف • بريفيبنيس ، تسود حالة XV ، في حين أنه يوجد في النويع ده • ف • بروتنسيس، حالة XY ناشئة • وتوجد الحالتان في النويع ده • ف • فيريديس ، • وفي هذه الحالة نجد أن الكروموسوم Y والفراع المناظرة له في الكروموسوم X كلاهما من اليوكروماتين ولهما القدرة على التزاوج معا • وانه ليبدو أن النظام XX الناشيء حديث جدا في نشأته لدرجة أنه لم يثبت بعد في العشيرة وأن الكروموسوم Y لم يصل بعد الى الحالة الهتروكروماتينية • وقد أمكن أيضا بيان حدوث حالة أخرى لنشأة نظام كلا ناشيء من حالة 0 كن الفاسيد « ايزاجوارس شريدواى » • أيضا (هيوز ـ شريدر ١٩٤٧) وفي خنفساء التنبريونيد «ترايبوليوم كونفيوسوم» (سميث ١٩٥٢) • وفي كلتا الحالتين تم تحويل الكروموسوم Y الناشي، الى هتروكروماتين •

وفى الدروسوفلا ، تبين فى ١٢ نوعاً أن التحامات بين X والأتوسومات قد حدثت ولكن ربسا لم تكن جبيعا مستقلة فى نشساتها (باترسون و ستون ١٩٥٢) • وبالرغم من أنها حالياً بالنظام XX ، الا أنه يعتقد أنها نشأت من نظام XX أصلى ليعطى حالة ي XY، Y ثم فقد الكروموسوم Y الأصلى ، أما عن طريق الفقد الكامل واما عن طريق انتقال أجزائه الأساسية إلى الكروموسومات الأخرى •

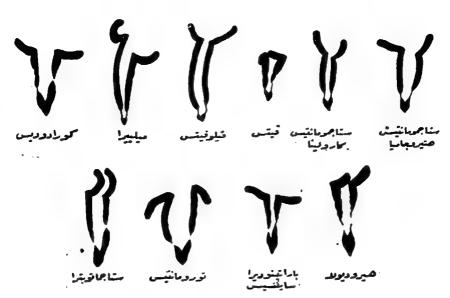
وقد بين سميث (١٩٤٩) فى خنفساء بيوبرستيد «أجريلوس انكسيوس» أن مثل هذا التغير يمكن حدوثه • وهذا النوع يتكون فى الواقع من نوعين أحدهما يتفسنى على أشجار الحور والآخر على أشجار التامول والتركيب كن للأول (النوع أ) هو A + XX (الكروموسوم Y كبير) بينما

للثانى (النوع ب) هو Xy + 20 A (الكروموسوم Y صغير) وقد دل تحليل الكروموسومات على أن النوع أ قد اشتق من النوع ب عن طريق عمليتين ، فقد وانتقال للكروماتين ، وقد شمل الفقد المنصر Y وشمل الانتقال الكروموسوم X الأصلى وأحد الأوتوسومات Y وقد تبين أن طريق النشأة كالآتي : XXXA + 9AA - AXXy + 9AA - Xy + 10AA مع تحول الكروموسوم X المفرد الى الكروموسوم X الكبير في النوع أ X

ويتمييز عدد من تحت عائلات المانتيدات (مستقيمة الأجنحة) باشتقاق نظم X_1X_2Y ناشئة من حالة X_0 (هيوز _ شريدر ١٩٥٠) و و تركيب الاناث في هذه الأنواع هو $X_1X_1X_2X_3$ و كان في وجود دليل قوى على أن تحت العائلات هذه ترجع نشأتها الى نوع سلفى واحد ما يكفى لاثارة الاحتمام وما يدعو للاعتقاد بأنه من المحتمل جدا أن تكون أنظمية Y_2X_3 الناشئة وحيدة الأصلى السلفى و ولهذا فان وجودها أو غيابها قد و فر وسيلة ممتازة لكشف العلاقات التقسيمية التي قد تكون أصبحت غامضة بسبب مختلف التخصصات المورفولوجية و

وبا كان الكروموسوم Y في هذه المانتيدات مقصورا على الذكور فقط فقد انتابه المتغير في الشكل وكذلك في درجة التحول الى هتروكروماتين وكما أوضح (هيوز _ شريدر) فان الحدود الوحيدة للتغيير في الكروموسوم Y هي الاحتفاظ بسا يكفي من القناطر للتزاوج المناسب والانعزال من كلا الكروموسومين X, الى جانب الاحتفاظ باية احتياجات وراثية مطلوبة منه للحيوية أو الحسوبة \cdot فاذا فرض أن طول الكروموسوم X الناشىء الأصلى كان مساويا لنراعي الكروموسومين X اللتين يتزاوج معهما _ وهي نسبة تحتفظ بها بعض الأجناس _ بلغ التباين نهاية متطرفة في الجنس \cdot مليدا \cdot حيث النسبة حوالي \cdot \cdot \cdot \cdot (شكل \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot وفي هذه المائة الأخيرة قد يبدو أن الكروموسوم \cdot الناشىء \cdot لا يمكنه الا القيام بقليل من العمل الى جانب وظيفته كأداة للتزاوج \cdot

ولقد عثر على حالة في النظاط و باراتايلوتروبيدا برونيرى ، (كنج وبيمز ١٩٣٨) تماثل الموجودة في المانتيدات V أنه في هذه الحالة اشترك زوجان من الاتوسومات العصوية للجمول على نظام X_1X_1Y وفيه أحمد الكروموسمومين X على شمكل V حاليها \widehat{X} والكروموسموم X الأخر همو A_1A_1 هما الأوتوسمومان



شكل (11 - 1) الوحدات الثلاثية في عشرة انواع من المانتيادات ذات النظام X^1X^2Y في الدور الأستوائي الأول و وتبين اختلاف حجم الكروموسوم Y (الموجود أسفل كل وحدة ثلاثية) ويظهر كذلك بعض التباين في أطوال أذرع التزاوج والأذرع الحرة للكروموسومات X ويمكن اعتبار ذلك نتيجة لتحورات تطورية حيث يبدو أن مانتيات النظام X^1X^2Y قد نتجت من أصل واحد X^1X^2Y

الأصلیان) (هوایت ۱۹۰۶) \cdot و یوجد فی ب \cdot مورسی نفس النظام الموجود فی ب \cdot برونیری ولکن یوجد فی ب \cdot بیوتنمولرای نظام XY ناشیء ناتیج من التحام بین کروموسوم X و آو توسوم \cdot

وفى الانقسام الميوزى تكون الكروموسومات X_1X_2 وحدة تزاوجية ثلاثية وتتكون جاميطات تحتوى على هيئة كاملة من الجينات فقط نتيجية لذهاب $_2X_2$ الى القطب الآخر ويتكون نفس طراز الوحدة الثلاثية اذا حدث انتقبال بين أوتوسسوم وبين كروموسوم Y موجودة أصلا وقد حدث هذا أثناء تطور الطراز المجموعي لمدوسوفلا ميراندا (ماك نايت و كوبر ١٩٤٤ ، كوبر ١٩٤٦) و ويشمل الانتقبال الكروموسيوم الثالث وكروموسيوم Y على شكل V ويبقى الكروموسوم X الذي لم يلحقه تغير على شكل V ، بينما يعمل الجزء الباقي من الكروموسوم الثالث ككروموسوم X عصوى ناشىء و أما في دروسوفلا أمريكانا فان الكروموسيوم الرابع الذي يشبه النقطة يلتحم سنتروميريا مسع

الكروموسوم X وحكدًا لا يجد الكروموسوم الرابع النظير بدا من العمل ككروموسوم و Y ناشيء يقتصر وجوده على الذكور من النسل • وحيث ان حديث النظام غير موجود في دروسوفلا أمريكانا تكسانا فانه يعتبر حديث النشأة نسبيا (باترسون وستون ١٩٥٢) •

ولهذا فانه يمكن القول بصفة عامة ، بأن التحام أو انتقال الكروماتين الأوتوسومى الى الكروموسوم لا يؤثر على الكروموسوم كلأو الكروموسومى معدل لتعيين الجنس والظاهر أن تطور هذا النظام يسير في اتجاه زيادة تحول اليوكروماتين المنتقل الى هتروكروماتين متبوعا باحتمال فقد العناصر الهتروكروماتينية أو تغيرها في الشكل والحجم •

ولا يرجع اصل نشأة جميع أنظمة كروموسومات الجنس المتعددة الوحدات الى التحامات X أو Y مع الأوتوسومات • ففي الهتروبترا حيث توجد السنتروميرات المنتشرة تؤدى الانفصامات البسيطة في الكروموسوم X الى زيادة عدد كروموسومات الجنس • فقد وجد أنها تتراوح من ХО أو ХХ الى $X_1X_2X_3X_4X_5$ و تنقسم الكروموسومات X_1 شيطريا في الانقسام الأول الميوزي وتنعزل من الكروموسوم ¥ (اذا وجد) كمجموعة في الانقسام الثاني • ولا يعتقد هوايت (١٩٥٤) أنه يمكن لهذه العملية وحدما أن تنتج هذه الطرز حيث أن الانفصام قد يعقد الموقف عن طريق اعادة التحام الأطراف المنفصمة انشقيقة • ولكن حيث أن الكسرات الناتجة من الكروموسومات المنتشرة السنترومير , عن طريق أشعة X X تفقيد خيلال الانقسام الحيلوي ولكنها تسلك كيا لو كانت نسخا مصغرة من الكروموسومات التي نشأت منها (هيوز ـ شريدر وريس ١٩٤١) ، وبذلك تفقد حجته قوتها في أن هذه كسرات تكرارية من كروموسومات الجنس • ويؤيد ذلك أيضا توارث الكسر المستحدثة بأشعة ـ X في كروموسومات العقرب البرازيلي و تيتيوس باهينسيس ، والمعتقد أنها متعددة السنترومير (رودز وکر ۱۹٤۹) ٠

وقد وجد تباین فی عدد کروموسومات الجنس فی الهتروبترا داخل نوع واحد من بق الفراش (سایمکس لکتیولاریس) حیث یختلف العدد من ۲ الی ۱۵ • غیر آنه لا یوجد مایؤکد آنها کروموسومات جنس حقیقیة تضفی تأثیرا فی تعیین الجنس ، حیث آن هوایت یقترح آنها قد تکون مجرد عناصر مستقة من كروموسومات X السابقة تحمل كروماتينا نظيريا ولكنه غير فعالى (خامل) وقد وجدت انظمة غريبة في جنس الخنافس و بلابس عيث صودفت أنظمة تراوحت من X_1X_2X الى موقف عجيب في النوع و بلابس بوليكرستا » حيث يحمل الذكر ١٨ أوتوسوما و ١٢ X و ٢ Y و وفي الديدان الأسطوانية (نيماتودا) وجدت سلسلة كاملة من الأعداد أساسها الطراز X_0 وكان أعلاها $X_1X_2X_3X_4X_3X_6$ بينما عثر على تباين مواز في عدد كروموسومات Y في خنافس الكوريد في الجنس واكانثوسفالا» (ميتابوديوس) (ويلسون ١٩٢٥) و ولم توجد مثل هذه الحالات المتطرفة في أية مجموعة من النباتات و ولكنه من الواضح تماما أن الطبيعة المتخصصة لكروموسومات الجنس تهيئ لامكان وجود مدى شاسع للتباين في الشكل والمجم والمدد وهو موقف لم يصادف أو على الأقل لم يعرف بين الأوتوسومات والمجم والمدد وهو موقف لم يصادف أو على الأقل لم يعرف بين الأوتوسومات والمجم

دور المتغيرات الكروموسومية بى الناور

تبين من بابين سابقين أن تطور الطراز المجموعي للكروموسومات يجرى عن طريق التغيرات الكروموسومية • فيؤدى انفصام الكروموسومات المتبوع بعادة التحام الأطراف المنفصمة ، والمصحوب غالبا بكسب أو فقد لمجهى الأجزاء ، الى طرز مجموعية قد أعيد تكوينها وقد يمكن بها تفرقة نوع من الأنواع من آخر شديد القرابة له •

ويهيئ المدى الذي وصل اليه الاختلاف في سمات الطراز المجموعي للكروموسومت بين الأنواع المتصلة القرابة ، مقياساً للمدى الذي أسهمت به التنظيمات الكروموسومية الجديدة في عملية التنويع ، أو على الأقل ، للمدى الذي توازيه فيه * غير أن المقارنات التي أجريت بين الطرازين المجموعيين في كريباس نجلكتا وك * فوليجينوزا ، وكذلك التي أجريت بين الأنظمة الكروموسومية لتميين الجنس في مختلف أنواع الحيوانات ، انما هي مقارنات اجمالية نسبيا ، ولا تكشف في هند الحالات الاعن أنه يمكن ، في بعض الأنواع المعينة ، التمييز بينها عن طريق الطرز المجموعية التي يتضع بعض الأنواع المعينة ، التمييز بينها عن طريق الطرز المجموعية التي يتضع أن بينها علاقة ، بمعنى أنه يمكن التكهن ، الى دوجة ما من التأكد ، باشتقاق واحد منها من الآخر •

وتهيي الانتقالات ، من نوع الى آخر ، آكثر طرز التغيرات سهولة فى ادراكها • ولكن يجب أن نذكر أنه من غير المحتمل أن يكون للتغيرات وحدها تأثير مياشر على النوع • فقد يحدث التغير الكروموسومى ، على الأكثر ، حالة ظاهرة من تأثير الموضع كما قد يؤدى الى درجة معينة من العقم نتيجة للاضيطرابات الميوزية • ولكن لم يعرف نوع من التغير الكروموسومى ، مهما بلغت به درجة التعقيد ، يمكن أن ينتج عنه مباشرة تكوين نوع جديد • ويتبين

هذا من التنوع الشكل الكبير للكروموسومات ـ مثل وجود كثير من الانقلابات والانتقالات وغيرها في العشائر الطبيعية لنوع من الأنواع ـ الذي نجده في كثير من الأنواع المختلفة ، والذي تدعمه الأعداد الهائلة من التغيرات التي تستحدث صناعيا باشعة X وانتي لا تؤدى ، بأية حال ، الى تكوين أنواع جديدة وبمجرد استتباب هذه التغيرات في نوع من الأنواع ، فأن ظهور تغير في الطراز المجموعي يتوقف على المدى الذي يحدثه الشذوذ من التغير المرئي في شكل وحجم الكروموسومات •

وفوق ذلك ، فإن الحقيقة في أن الأنواع المتصلة القرابة قد تكون ذات طرز مجموعية متشابهة تدل على أن التغيرات الكروموسومية في حد ذاتها ليست من المستلزمات الضرورية التي تصاحب دائما تكوين الأنواع ، فمثلا ، نوعما البلاتاناس ، أوكسيدنتاليس وأورينتاليس ، الله نان يوجهان على الترتيب في شرق الولايات المتحدة وفي الجنوب الشرقي لأوروبا يسهل تهجينا ، والجيل الأول الهجين ، ويسمى ب ، أسيريفوليا ، عالى الحسوبة ولا يظهر بالانقسام الميوزى فيه ما يدل على أى شدوذ (ساكس ١٩٣٣) ، فالتنوع هنا ، يرجع كلية الى الطفور الجيني مع توافر البعد الجغرافي كعائق يمنع التهجين بينهما ،

ومن ناحية أخرى ، قد تخفى الطرز المجموعية التى تبدو متماثلة أثناه الانقسامات الميتوزية كثيرا من أنواع الشنوذ المستترة ومن المكن في أنواع ذات الجناحين ، التى يوجد بها كروموسومات الغدد اللمابية والتى يمكن فيها استخدام الشرائط في التحليل ، اظهار هذه التغيرات الدقيقة ويمكن اتخاذ دروسوفلا سودوأبسكيورا والأنواع القريبة منها أمثلة لذلك فالفروق الكروموسومية بين د وسودوأبسكيورا و وووجه برسيميليس التى توجد دائما في هجنهما النوعية هي فقط انقلابان غير شاملين للسنترومير ، أحدهما في الكروموسوم الثاني والآخر في النداع اليسرى للكروموسوم X وتعرف انقلابات أخرى في هذين النوعين ولكنها قد توجد أو لا توجد في أي فرد معين انقلابات أخرى في هذين النوعين ولكنها قد توجد أو لا توجد في أي فرد معين عديدة جدا عن طريق أجراء مقارنة أخرى بين دروسوفلا سودوأبسكيورا ، وقد أمكن الكشف عن تغيرات تركيبية عديدة جدا عن طريق أجراء مقارنة أخرى بين دروسوفلا سودوأبسكيورا ، وبين دروسوفلا ميراندا ، والأخيرة أبعد في قرابتها لسودوأبسكيورا عنها لبرسيميليس ولكن لها القدرة على التهجين في المصل مع سودوأبسكيورا ، وبين ما لا يقل عن 29 من الانفصامات وربما يلزم مائة أو أكثر للحصول ويلزم ما لا يقل عن 29 من الانفصامات وربما يلزم مائة أو أكثر للحصول على التنظيمات الجديدة المساهدة (دوبزانسكي و تبان ١٩٣٦)) ويفصل على التنظيمات الجديدة المساهدة (دوبزانسكي و تبان ١٩٣٦))

الدروسوفلا ميلانوجاستر عن الدروسوفلا سيميولانزا الشديدة القرابة لهسا عدد أقل نوعا من التغيرات ، وأكثرها دقيق الحجم جدا (هورتون ١٩٣١) ، ولم نكن لندرك هذه التغيرات لولا وجود طراز كروموسومات الفدد اللعابية. ومن ذلك نستنتج أنه في النباتات والحيوانات الأخرى لا يمكن التعرف ، على وجه التأكيد ، الا على التغيرات الكبيرة .

ويتضع مما ذكرنا أن التغيرات الكروموسومية بالذات ليست هي وحدها المسئولة عن تطور الأنواع , غير أنه قد توافرت أدلة قوية على الدور الذي يمكن أن تلعبه ، وأرفق سبيل لتحقيق ذلك مسو عن طريق بحث عملها داخسل الأنواع وليس فيما بينها .

ويتوقف التغير التطورى فى الأنواع ، مع طول الزمن ، على سلسلة من الطفرات العشوائية _ مع استعمال الاصطلاح و طفرة » بمعناه الواسع _ التى تحدث باستمرار والتى تتعرض دائما أيضا الى عملية الانتخاب البيئى • ولذلك فان النوع يعتبر وحدة مليئة بالحركة (ديناميكية) وليس وحدة جامئة (ستاتيكية) تسير بالحالة التى توجد بها خلال الزمن ، وتتحور فى حدود مايسمع بلاضغط الطفورى وضغط الانتخاب • غير أن عملية الانتخاب لا تعمل عسلى الجينات المفردة بل على الأفراد ، ومن ثم فانالتركيب العامل فى مجموعية مو الذى ينتخب من أجله أو ضده عن طريق البيئة التى يجد نفسه فيها • وفى أية عشيرة عشوائية التزاوج ، حيث لا يوجد ما يمنع من تكوين الاتحادات وفى أية عشيرة عشوائية التزاوج ، حيث لا يوجد ما يمنع من تكوين الاتحادات المديدة عن طريق المبور ، قد تبين من الأنواع التى حللت أنها خليطة وراثيا الى درجة متناهية • وفى مثل هذه الأحوال ، يمثل التركيب العامل نهجيا سائلا وليس ثابتا ، وتعين البيئة الحدود التى لا يمكن لتباين التراكيب العاملية أن تخرج عنها •

ويدخل النباين في الموضوع عن طريق الطفرات الجينية والكروموسومية وبينما يمكن ، بوجه عام جدا ، اعتباد حالات النقص والتكراد كطفرات كروموسومية مساوية للطفرات الجينية فان الانتقالات والانقلابات تخصيم كانظمة لعزل الكتل الجينية والمحافظة عليها • وتصبح هذه الكتل من حيث الجوهر وحدات للتطور على مستوى من التعقيد أعلى مما للجينات المفردة ، وذلك لأنها غير معرضة نسبيا للعبور ، كما أن كل كتلة منها تتباعد عن نظيرتها عن طريق حدوث الطفرات العشوائية داخل كل منها • وبهذه الروح يمكن

عن حبق أن نناقش الدور الذي تلعبه التفسيرات الكروموسومية في تطور الأنواع ·

الاقتضابات أو حالات التقبص

ليس هناك الا قليل من الأسباب التي تدعو الى الاعتقساد بأنه يمكن طالات النقص أن تسهم بأية طريقة جوهرية في تطور الكائنات و ومن المؤكد أن الانفصامات مسئولة عن كثير مما يطلق عليه اسم طفرات في الدروسيوفلا والذرة ، كما تشير كل الأدلة المتوافرة الى أن الأنواع يختلف الواحد منها عن الآخر بعدد كبير من الطفرات ولكن حيث ان معظم طفرات الاقتضاب تكون مبيتة في الحالة الأصيلة ، فأن احتمال اسهام هذه الفئة المعينة من التغيرات الكروموسيومية ضئيل الى درجة التلاشى ، ويمكن ، بصغة عامة ، استبعادها من أي اعتبار جدى .

ومن جهة أخرى ، فأن النقص فى العدد الكروموسومى كما حدث أنساه عملية التنويع فى جنس الكريباس مثلا ، لا يتضمن فقدا للسنتروميرات فقط بل من المعتقد أيضا أنه يتضمن فقدا لبعض الكروماتين المجاور لها ، غير أن هذه المادة تكون من الهتروكروماتين ، سواء كانت تحوى بوليجينات أو لا ، فأنه يمكن أن يتحمل فقدها أكثر مما يحتمل فقد نفس الكمية من اليوكروماتين ، وعلى الرغم من أن مثل هذه الحالات من النقص قد تصاحب عمليات التنويسم فأنه ليس من المحتمل أنها تسهم فيه مباشرة ، وتحت هذه الظروف ، من الممكن النظر الى فقد احدى السنتروميرات والهتروكروماتين المجاور له ، على أنه تخلص من ناتج ثانوى لحدث ينقل اليوكروماتين الى كروموسومات أخرى ، وتبعا لذلك يعيد ترتيب المجموعات الارتباطية ، ولكن ، الى أن تزيد معلوماتنا عس وظيفية الهتروكروماتين ، سيظل من العسير بعض الشيء ، أن نقدر قيمة فقسه أو كسب الهتروكروماتين ، سيظل من العسير بعض الشيء ، أن نقدر قيمة فقسه أو كسب الهتروكروماتين من الوجهة التطورية ،

وهناك نوع آخر من الفقد ، سبقت الاشارة اليه ، يصبح أن نعود الى بحثه ثانية هنا على الرغم من أن التغير ، بالمعنى الحقيقي للكلمة ، ليس نقصا ، والمقصود بالاشارة هنا الفقد المستمر لليوكروماتين الذي يحدث نتيجة لتحول اليوكروماتين

الى هتسروكروماتين فى المسادة الأوتوسسومية التى تصبيح ، عن طسريق المصادفة ، جزءا من نظام كروموسومى ناشىء للجنس كما وصفه هيوذ ــ شريدر (١٩٥٧) فى خنافسس المتنبريونيدات • وكما اقترحه سميث (١٩٥٣) فى خنافسس المتنبريونيدات •

وفي هاتين الحالتين ، كما في بعض آنواع النطاط المعينة ذات انظمة كلا الناشئة , فان فقد الوظائف الوراثية لليوكروماتين يجب أن يكون مصحوبا بواحد من اثنين من التغيرات (۱) أن تقوم مناطق أوتوسومية أخرى بالوظائف الوراثية التي كانت للكروماتين الذي يحسل به الحمول نتيجة للتحسول الى هتروكروماتين ، أو (۲) حلول ما يسمى « بالتعويض الجرعى » وهو اصطلاح اقترحه مولر (۱۹۰۰) ويستعمل في وصف وجود نظام يسمح للجرعسات الجينية المفردة في الكروموسوم لا في الجنس المختلف الجليطات بأن تعطي نفس الدرجة من التأثير ما تعطيه جرعتان من نفس الجين في الجنس المتعاقب بأن تعطي الجاميطات ، وقد يعتقد أن التعويض الجرعي يعمل في أنواع معل التووسوقلا حيث الجنسان متماثلان أساسا في الشكل والوظيفة ، ولكن لا يعرف الإالقليل حيث الجنسان متماثلان أساسا في الشكل والوظيفة ، ولكن لا يعرف الإالقليل حيث الجنسان متماثلان أساسا في الشكل والوظيفة ، ولكن لا يعرف الإالقليل خلوتان تطوريتان مصحوبتان بفقد مفاجيء أو متزايد لليوكروماتين ، خطوتان تطوريتان مصحوبتان بفقد مفاجيء أو متزايد لليوكروماتين ،

التسكر ادات

هناك اعتقاد شائع بين المستغلين بالوراثة بأن الجيئات لا تنشأ ، حاليا ، في الكائنات من جديد ، وذلك على الرغم من أنه لابد وأن يكون للجين الأول أو الجيئات الأولى مثل هذه النشأة عند البداية في الماضي السحيق • كما أنه ، من ناحية أخرى ، من المعتقد أن جميع الكائنات لا تحمل نفس العدد من الجيئات ومن ثم فأن الفروق في العدد لابد وأن تنشأ عن طريق الكسب أو الفقد • ففي حالة الفقد المفاجى عن طريق الاقتضاب ، قداعطي مسن الأسباب ما يجعلنا نعتبر هذا من الأحداث التطورية غير المحتملة • أما في حالة التكرارات ، فليس لها مثل هذه القيود التطورية • والواقع أنه يبدو أن تكرار المواقع هو الذي يهيئ والطريق المتيسر للحصول على جيئات جديدة •

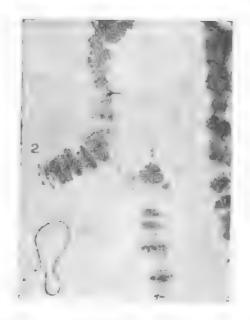
وتتضمن هذه النظرية الفرضية فرضا آخر هو أنه من الممكن لجينين متماثلين في الأصل والوظيفة أن يتفارقا عن طريق الطفور الى درجة أنهمسا يصبحان ، بعد مرحلة متأخرة من التطور ، يحكمان وظيفتين مختلفتين ومنفصلتين وبوجه عام ، تؤدى الطفرات الى فقد أو تعويق الوظيفة ولذلك فهي معرضة لأن تستبعد من العشيرة نظرا لعدم الرغبة فيها • ولكن في حالة وجود الجين الطافر كتكرار مع الجين الذي يعمل طبيعيا فان فرص الاحتفاظ به واستمرار الطفور ، ولربما في اتجاهات جديدة ، تزداد الى حد كبير (لويس ١٩٥١) •

ولكى نثبت أن مثل هذا الحدث هو آكثر من احتمال نظرى ، يجسب أن تتحقق من ثلاث نقط أساسية (ستيفنز ١٩٥١): (١) يجب أن يبين عمليا وجود اثنين أو أكثر من الوحدات التى يمكن فصلها • (٢) يجب اثبات النشأة التكرارية لهذه المواقع من موقع أصلى مفرد • (٣) يجب اثبات الاختلاف النوعى لوطائف هذه المواقع التى تفرقت وكانت فى وقت ما ، سابقا , متماثلة • فاذا أمكن التحقق من هذه النقط الأساسية فان كل شىء يكون معدا للزيادة مسن مستودع الاختلافات الوراثية ، التى يجب أن يكون متوافرا لكل كاثن حى حتى يمكنه استغلال بيئات جديدة أو المحافظة على مركزه فى بيئة متفيرة •

ولهذا ، فأن دور التكرارات في التطور يمكن تناوله عن طريق بحث البيانات التي تتصل بالنقط الثلاث الأساسية التي أشار اليها ستيفنز .

فأولا ، هناك قدر كبير من الأدلة ، من النوعين السيتولوجي والوراثي ، يشير الى وجود التكرارات واستتبابها في العشائر الطبيعية • ويبدو أن أكثرها شيوعا حبو الطبراز الذي يتضمن تكرارات متجاورة للجين وحبو المعروف «بالاعادات » وكما اقترح من زمن بردجز (١٩٣٥) أن أحسن تفسير للتراكيب الشريطية المعروفة «بالازدواجات الشريطية» أو «الحويصلات» في كروموسومات الفدد اللعابية هو أنها تكرارات شريطية معادة ، وتكون غالبا ، وليس حتما في ترتيب معكوس ، ويمكن رؤيتها في خرائط بردجز (١٩٣٥) اللعابية وقد جاء الدليل الوراثي المدعم لذلك من دراسة العبور والتغيرات التي تشمل الازدواجات الشريطية • فمثلا يتضمن الازدواجان الموجودان في المنطقة E 89 من الذراع الميني للكروموسوم الثالث سلسلة الإليلات الكاذبة «ثنائي الصدر من الذراع الميني للكروموسوم الثالث سلسلة الإليلات الكاذبة وثنائي الصدر للهنبطة بالجنس توجدفي الازدواج ي- Al ويعيث انمايقع في النصف الإيسر V عالم بالجنس توجدفي الازدواج ي- 1 0 بعيث انمايقع في النصف الإيسر V

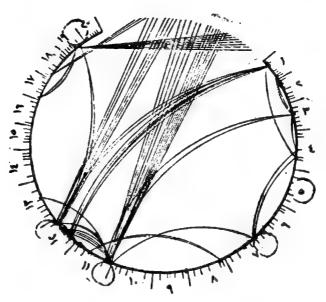
X و 7% في النصف الأيمن (جرين ١٩٥٤) ، كما يرتبط الموقع و المحجب X » واليلاته السائدة والمتنحية بتكرارت المنطقة X – X (جسرين ١٩٥٣) وقد وجدت هسند الأجسزاء المكررة ، X الشائمة في جنس الدروسوفلا ، أيضا في ذبابة الهاموش ، سيارا ، (شكل اما X – X) ولكن لا يمكن ادراكها سيتولوجيا في أي طراز آخسر من الكروموسومات X



(شكل ۱۰ ـ ۱) تزاوج الاعادات كما تشاهد في كروموسومات الفدد اللمابية في السيارا، ما يدكس احتمال وجود هتروكروماتين ما يدكس احتمال وجود هتروكروماتين بيني لم يستبعد بعد

ومناك دليل سيتولوجى آخر على وجود مناطق تكرارية في الدروسوفلا قدمه سليزنسكى (١٩٤٥) فيما أسماه « التزاوج الأثرى » ويدل ببساطة على بقايا تزاوج سابق يتبقى بعد فلطحة تحضيرات الغدد الثعابية (شكل ١٥ – ٢) • وهذه المناطق ، اذا كانت تكرارات حقيقية ، ليست من الطراز التلوى أو التلوى العكوس ولما كان تزاوجها مع مناطق الكروموسنتر كثير الحوادث ، فهناك ما يدعو الى الافتراض بأنها مناطق هتروكروماتينية تعرض نوعا من التزاوج غير النوعى • ومع ذلك ، فان التراكيب من الطراز الازدواجي ، كالتي تعجد في المناطق - 3 و - 3 و - 3 و - 3 و - 3 التي يظهس توجد في المناطق - 3 التي يظهس

بها ، على وجه عام ، التزاوج الأثرى ، ويفترض سليزنسكى أنها تكرارات تتحول فيها شطرة من الازدواج الى هتروكروماتين ، حيث ان وجود مواقع مكررة يسمح لواحد منها أن يتدهور نتيجة للخصول ، كما قد يكون هذا النظام هو الذى يهيىء مصدرا للهتروكروماتين المتخلل ، غير أن دراسات جرين ولويس تدلى على أن المواقع التى درساها تتكون من أجزاء عاملة وليست مناطق تتميز الى اجزاء فعالة ورائيا وآخرى خاملة ،



(شكل ۱۵ س ۲) بيان تخطيطي لمدل وجود وتوزيع « التزاوج الأثرى » في الكروموسيوم لل الدوسوفلا ميلانوجاستر ، الاقسام الصغيرة قد رقمت طبقا تحريطة بردجز (١٩٣٨) ، يمثل كل خط موصل حالة شومدت للتزاوج وتدل الدوائر الصغيرة على أماكن حدوث تكوينات شبه ساوية ، مايل الجزء العشرين يمثل الهتروكروماتين الأدنى والذي يكثر فيه تماما التزاوج ،

والأدلة الوراثية على وجود التكرارات الجينية مستفيضة في الدوسوفلا, ولكن لا يعنى هذا بأية حال أن ذلك مقصور على هذا الجنس ويرتكز الدليل على التماثل الوظيفي للجينات المتجاورة وكذلك على الحقيقة بأنه يمكن عن طريق العبور فصل هذه الجينات بعضها عن بعض والمواقع نجمى – نجيمي (S-ast) ومقصوم الأشواك – شبيه المقصوم (sb-sbd), وثنائي الصدر – شبيه ثنائي الصدر (bx-bxd) ، هي أمثلة لهذه التتابعات المكررة (لويس ١٩٥١) ، والتتابعان الأولان ثنائيا التكرار في حين أن الأخير ثلاثي

التكرار بما يماثل مواقع و لوزنج ، (lz) الثلاثية التكرار والتي وصفها جرين وجرين (١٩٤٩) • ومن المعروف أيضسا أن المنطقة درعي سـ غائب الاشواك (sc-ae) وكذلك الموقع أبيض العين (w) في الكروموسوم X في العروسوفلا ، تكرارات جينية متتابعة • والأمثلة المفروض أنها مكررات تلوية في الكائنات الأخرى تشمل بضع الطفرات ألحاصة بالذيل في الفار وكسباري ١٩٤٥) ، والموقع Q في النيوروسبورا الذي يتصل بخطوات تخليق حامض النيكوتينيك (بونار ١٩٥١) ، ومواقع البيوتين في اسبرجيللس نيديولانز (بونتكورفو ١٩٥٧) ، وطوافر الكلوروفيل في الذرة (ماكلنتوك نيديولانز (بونتكورفو ١٩٥٥) ، وطوافر الكلوروفيل في الذرة (ماكلنتوك النقص الاغتذائي في السالمونللا (ديمرك وبلومستراند وديمرك ١٩٥٥)) في حذا القسم •

وكان معظم هذه الجينات سابقا يقسم على أنه من أمثلة الأليلية المتعددة وذلك ألى أن أمكن التحقق من انفصالها اما عن طريق العبور واما عن طريق الفقد المستقل لأى منها • كما أمكن في بعض الحالات بيان أن كلا من الجينات المنفصلة له مجموعته الخاصة من الأليلات الحقيقية ، الماثلة والمواذية في العمل الأليلات الجين المجاور • وكذلك فان فعل الجينات الكابتة التي تؤثر على شطر من موقع مكرر ولا تؤثر على الشطر الثاني يلعم الرأى بطبيعتهما المنفصلة والمميزة (جرين ١٩٥٤) • وعلى أساس أن الجين لا يمكنه , بسبب تركيبه الجزيئي ، أن يكون مصدرا للتباين ، دون حدود ، فان هذا التوازى بين الأليلات متوقع ومعقول • وأن تماثل أنماطها في الطفور , بالإضافة الى تلازمها في تراكيب الازدواجات ، لما يدعم بقوة الاستخلاص بأن المواقع الثنائية أو الثلاثية التكرار قد انبثقت من موقع أصلى واحد •

وتحقيق النقطة الأساسية الثالثة _ وهى أنه يمكن للموقع المكرر أن يقوم بوظيفة مختلفة نوعيا مما يهيى، مصدرا لجينات جديدة ولتباين اضافى _ آكثر صعوبة فى اثباتها • فاذا فرضنا أن الجينات المكررة قد تفارقت الى درجة كبيرة وتباعد كل منها عن الآخر فى وظيفته بحيث لم يعد من المكن ادراك تكرارها فانه يكون من العسير بالتأكيد اثبات ذلك , حيث يصبح عن المستحيل التفرقة بينهما وبين جينين متجاورين ليس بينهما علاقة • ولهذا يصبح من الضرورى تناول الجينين وهما مازالا فى مرحلة انتقالية , بما تبقى حمها من أدلة على حقيقة أصلها وانبثاقهما من جين سابق واحد , ولكن

يكون ما بينهما من التفارق فى فعلهما كافيا لتبرير الافتراض بأن مزيعة من التفارق كفيل بأن يؤهل كلا منهما لأن يعتبر ذا نظام للعبل مختلف تمامة عن الآخر · وحاليا هناك سبيلان لطرق هذا الموضوع ·

والسبيل الأول هو الذي سلكه لويس (١٩٥١ ، ١٩٥٤ ، ١٩٥٥) ويمكن توضيحه بحالة نجمى ـ نجيمي السابق وصفها وكذلك بالتحليل الذي أجراه لمنوال العمل للمواقع الثلاثة في المركب ثنائي الصدر ـ شبيه ثنائي الصدر • فاذا أقيم الافتراض الابتدائي بأن الجينات تعمل ، عن طريق وسط الخلية ، لتطبع تغيرا واضحا في الكائن ، يمكن ، عندئذ ، أن يحدث أحد شيئين :

(١) اذا كانت الجينات لم تتفارق في عملها ، فان استخدامها للبيئة العميلة يكون متماثلا نوعيا ، كما يكون تأثيرها المظهري متماثلا أيضا ، ولكن بدرجات متفاوتة تتوقف على كفاية المسواقع الثلاثة المينة و ولما كان المظهر كلا مخالفا للمظهر العلام الحليطة (الأصيالي المغلم مغلمرا يشبه الأصيل المزدوج العلام ، فانه يمكن افتراضاته قد حدث تفارق في عمل هذه المواقع على أنه يمكن اعتبار أن عمل الجيئات الثنائية التكرار ، والتي تعطى في الجيل الثاني النسبة ١٥ : ١ الحاصة بالهجين الثنائي ، متماثل ، ولكن لما كان هذان الجنينان ، غالباً ، لا يقع أحدهما الى جانب الآخر بل يكونان حتما في كروموسومين مختلفين لكي يعطيا النسبة الى جانب الآخر بل يكونان حتما في كروموسومين مختلفين لكي يعطيا النسبة الى جانب الآخر بل يكونان حتما في كروموسومين مختلفين لكي يعطيا النسبة الى جانب الآخر بل يكونان حتما في كروموسومين مختلفين لكي يعطيا النسبة

(۲) أما أذا كانت الأليلات الكاذبة قد تفارقت في عملها ، فأن المتفاعلات المتفحمة يمكن أن تكون أما تنافسية وأما تتابعية في طبيعتها ، وقد اعطيت في الباب الثاني عشر ، الأسباب أثني تدعو للاعتقاد بأن طراؤ التفاعل المتتابعي يفسر الموقف في الدروسوفلا ، وقد أمكن باستخدام الطرق الفنية المستعملة في الوراثة الكيميائية الحيوية ، بيان أن هذه الخطبوات التتابعية محكومة بالجينات ، ولكن لم يمكن عمليا توضيع الأصل المسترك للجينات الداخلة في بالمناعلات في أية حالة منها ، غير أن حالة الموقع Q في النيوروسبورا وحالة مركب تخليق البيوتين في الأسبرجيللس تشيران الى مثل هذا الموقف ، كما يعتقد لويس أن مركب ثنائي الصدر حسبيه ثنائي الصدر فيه تحقيق له ، فالمواقع الثلاثة على إلا على الترتيب يقع الواحد منها على بعد من فالمواقع الثلاثة على أدر ، وحدة خريطية على التوالى ، ويحكم الجينان كلا الكر بعقدار ٢٠٠ و و ١٠٠ وحدة خريطية على التوالى ، ويحكم الجينان كلا الكر تخلوات تختلف من الوجهة ولكل الكرين الصدر بطريقة تشير الى أنها يقودان خطوات تختلف من الوجهة

وقد تناول ستيفنز (١٩٥١) هذا الموضوع من وجهة مخالفة للنظر فالقطن الأمريكي المنزرع , جوسيبيوم هيرسوتم . رباعي خلطي للسجموعات مستمد من نوعين ، أسهم احدهما بالمجموعة A المكونة من ١٣ كروموسوها وأسهم الآخر بالمجموعة D المكونة من عدد مماثل · ويحكم تكوين الانثوثيانين جين R في كل من المجموعتين • ويرتبط هذا الجين ارتباطا وثيقا في كل من المجموعتين بجين Cl الذي يحكم طابع التفريع · وجلي أن هذين الجينين متناظران ، ولما فإن الوساعي الخليطي يحمل مجموعتين من كيل منهما · ولما كانت المجموعتان الكروموسـوميتان A و D قــد بقيتا مفصولتين أزمانا طويلة _ حيث انهما ، على الترتيب ، من أصل أمريكي وأصل أسيوى ، ولم يجتمعا معا ليكونا القطن المنزرع الا في الزمن قبل الكولومبي ــ فمن المعقول أن نبحث احتمال تفارقهما في العمل عن طريق الطفور • فنتوقع اذا كانا متماثلين تملما في عملهما أن نحصل في الجيل الثاني على النسبة الخاصة بالحينات ثنائية التكرار أي النسبة ١٥: ١ والتي لا يختلف فيها مظهريا غير المتنحى المزدوج • على أن الجينين R كانا مختلفين وأعطيا النسبة ٢:٣:٣: ١ ، كما يبدو أن الجينين Cl يعطيان سلوكا وراثيا مماثلا • ومن الصعب تفسير عدم امكان الأليل العادى لأي من الجينين أن يحجب الأليل المتنحى في الموقع المكرر النظير ما لم يكن قد تم تفارقهما * غير أنه , من ناحية أخرى , قد وجدت حالات ثنائية وثلاثية التكرار (١٥: ١ و ٦٣: ١) في الأقماح العديدة المجموعة مما يشير الى أنه نيس من الضروري حدوث التفارق رغم المدد الطويلة للانفصال

وختاما ، فإن الأدلة المتوافرة تؤيد بقوة الفكرة أن التكرارات التي تحدث في الكائنات الثنائية المجموعة عن طريق الأجزاء الكروماتينية المكسررة وفي عديدات المجموعات الخلطية عن طريق مضاعفة الكروموسومات النظيرة (أو شبه النظيرة) تهييء وسيلة لنشأة جينات وجديدة ، بمعنى أن وظيفتها الأصلية قد تغيرت بحيث تعطى تعبيرات مظهرية مختلفة تماما نوعيا • وحاليا ، لا يسوجد الا قليل من الأدلة التي تشير الى مدى انتشار هذه الظاهرة أو حتى تشير الى مدى أهميتها في التطور ، والحالات التي درست مبعشرة • ولكنه من الجلي أيضا أن البراهين القوية التي يجب توافرها للاقرار الايجابي لمثل هذا التفارق الجيني لمما يحدد الإمكانيات المحتملة للبحث • ومن المحتمل أن تعطينا أكثر الأمثلة صلاحية نتائج لا تزيد على أنها ايحائية •

الانقلابات

الانقلابات غير الشاملة للسنترومير هي أعظم طرز التغيرات من حيست شيوع وجودها في العشائر الطبيعية • وتشير الدلائل الى أنه يمكن أن نتوقع وجودها في أية عشيرة طبيعية كبيرة • غير أن توزيعها ليس عشوائيا تماما •

ففي الدروسوفلا ، يبدو أن فيريليس وهايدياى هما النوعان الوحيدان اللذان يفتقران الى وجود الانقلابات بينما تتباين في الأنواع الأخرى ، درجة المنتسارها وربما كانت د ، ويليستوناى هي التي تعرض أعظم درجة لهذا الطراز من التعدد الشكلي للكروموسومات ، حيث قد عرف حوالي ٤٠ انقلاب متنوعا في الكروموسومات المختلفة ، كما وجد اختلاف في د ، سودوأبسكيورا و د ، برسيبيليس فبينما تقرب الانقلابات من العدد السابق الا أنها تنحصر غالبا في الكروموسوم الثالث ، ويعرف أيضا كثير من أجناس النبات التي تحتوى على انقلابات ، ولكن فيما عدا أجناس ذات الجناحين فانه لايعرف عن معدل وجودها في الحيوانات الا القليل نسبيا ، وذلك مع استثناء أنواع النطاط حيث يبدو أن الانقلابات تكاد تكون غائبة تماما فيها (هوايت ١٩٥٤)،

وتتركز الأهبية التطورية للانقلابات غالبا حول الطراز غير الشامل للسنترومير وبالطبع تعتبر الانقلابات الشاملة للسنترومير أداة فعسالة في تغيير موضع السنترومير ، وعلى هذا يمكن اعتبارها مسئولة عن تغيرات في الطراز المجموعي ، كما يؤدى العبور داخلها الى حدوث تكرارات واقتضابات في

تراكيب الجاميطات الناتجة ، ونتيجة لذلك فانها تعمل على خفض درجة الحصوبة، كما أنها تقلل الاتحادات الجديدة بين الجينات الواقعة داخل الانقلاب (الكساندر ١٩٥٢ ، باترسون وستون ١٩٥٢) • ومن ناحية أخرى ، فأن قلة وجودها النسبى يشير الى أنها تلعب دورا صغيرا في التطور • وذلك بالرغم من أنها قد تحمى من الاستبعاد المباشر ويحتفظ بها آخر الأمر بالعشيرة ، أذا كانت مصحوبة بانقلابات غير شاملة للسنترومير التي تقلل العبور •

وقد لا يقلل الانقلاب غير الشامل للسنترومير من العبور داخل حدوده ، ولكنه يحتفظ بالمركب الجيني ككتلة سليمة ، حيث ان جسر الانقــــلاب ، في الجيوانات على الأقل ، يستبعد الى الجسم القطبي . أما في النباتات فقد يقم قلر كبير من موت الزيجوت بسبب اشتمال نواة البيضة العاملة على كروموسومات بها اقتضابات وتكرارات (رودز ودمبسي ١٩٥٣) ٠ على أن العشيرة الطبيعية . بصفة عامة ، تتحمل الانقلابات الى درجة كبيرة ، ومع استمرار عزل كل من منه الكتل الكروماتينية ، فانها ستميل الى أن تصبح مختلفة عن الكتل الأخسري المعزولة مثلها ، وذلك عن طريق الطفور العشوائي • وحيث انْ عملية الانتخاب لا تعمل على جينات مفردة وحدها بل على مركب الجينات الذي يحمله الفرد ، فان هذه المستودعات الجينية ، التي تختلف في الحجم تبعا لطول الانقسلاب ، تكون ذات طاقة تطورية أشد في تعبيرها الفوري من تعبير المستودعات الجينية التي يعاد توزيم توافيقها باستمرار عن طريق تكوين اتحادات جديدة وراثية ٠ ولما كان تكوين اتحادات جديدة داخل الانقلاب لا يجرى الا عن طريق العبور المزدوج ، ولما كانت نسبة العبور المزدوج تزداد كلما زاد طول الانقلاب ، فانه يمكن افتراض أن التطور يميل الى الاحتفاظ باكثر أحجام الانقلاب ملاسمة • وقد ساعدت دراسات دوبزانسكي (١٩٥١) والمستغلين معه على توضيح الطريقة التي تهيئ بها الانقلابات التباين الضروري لسير عمل أنظمة الانتخاب •

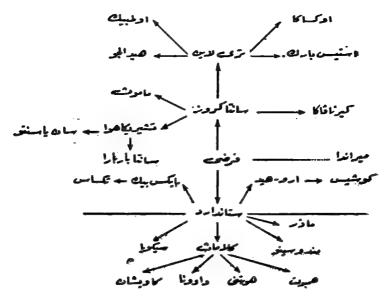
وقبل بحث الدور الوراثي الذي تلعبه الانقلابات يجب أن نبين أنه من المكن أن نبنى شجرة عائلية من الانقلابات التي ظهرت مع الوقت علاقة كل منها بالانقلابات الأخرى و ولا يمكن عمل هذا الا في حالة الانقلابات المتداخلة فقط وقد انحصرت معظم الدراسة على نوعى الدروسوفلا سودوابسكيورا وبرسيميليس، المنتشرين في نفس الوقت معا في كل مكان و وتجد في شكل وبرسيميليس، المنتشرين في نفس الوقت المعافى كل مكان و وتجد في شكل المنابيا للشجرة العائلية لانقلابات الكروموسوم الثالث لهذين النوعين و

وطريقة التعليل التي يعتمد عليها بناه هذه الشجرة هي كالآتي : انه عن طريق حدوث انقلابين متتابعين متداخلين أصبحت الكروموسومات المثلاثية يختلف كل منها عن الآخر على الوجه التالي (نقط الانفصام مبينة بقواطع راسية مبينة) :

11	١٠	٤	٣	V	٨	٩	•	٦		1	I
11	١٠	٨	٧	٧,١	. ٦	•	٤	٣	۲	١	II
11	١.٠	4	٨	*	٣	٤	٥	7	4	+	HI.

فترتيب نشأتها تعاقبيا يجب أن يكون IFI - II - II المجالا الوقت IFI - II المجالا المجالا الله المجالا ا

وتعيش دروسوفلا سودوابسكيورا ودروسوفلا برسيسيليس في الجزء الغربي من أمريكا السمالية من جنوب كندا حتى داخسل المكسيك وليس منساك طراز واحد من هذه الانقسلابات يوجد في جميسمالانحدا على مدى التوزيع وفي المشيرة الواحدة توجد انقلابات مختلفة وصل عدها الى ثمانية ولكن عند توقيع رسم توزيع الانقلابات على أساس المناطق أو الفصول وجسلت طوابع معينة لمعلاتها (دوبزانسكي وابلنج ١٩٤٤ ، دوبزانسكي وجسلت طوابع معينة لمعلاتها (دوبزانسكي وابلنج ١٩٤٤ ، دوبزانسكي أكثر من بضعة أميال قليلة ، الا أنه من الواضع تماما أن انقلابات معينة أو الوافيق منها بالذات تكون موائمة لمدوب بيئية معينة و وهذا مبين في شكل توافيق منها بالذات تكون موائمة لمدوب بيئية معينة و وهذا مبين في شكل المرات المنطيع ST (مستاندارد). في الارتفاعات المنخفضة من جبال سيارا نيفادا , اكثر وجودا من التنظيم AR في الارتفاعات المنخفضة من جبال سيارا نيفادا , اكثر وجودا من التنظيم الاغير وارد هيد) , ولكن مم زيادة الارتفاع تنقلب سيادة الوجود للطراز الاخير و



شكل ١٥ ـ ٣ : لوحة بيانية للتسلسل النشوئي للتنظيمات الجينية القلوية التي وجدت في التكريموسوم الهالث في دروسوفلا مودوابسكيورا ود • برسيميليس • استقر الرأى على هذه المعلقات عن طريق استخدام الانقلابات المتداخلة • التنظيمات التي يصل بينها سهم واحد هي التي تختلف في انقلاب واحد غير شامل للسنترومي • التنظيمات المبينة أعلى « التنظيم ستاندارد » خوجد فقط في د • برسيميليس ، خوجد فقط في د • برسيميليس ، عم اشتراك وجود د التنظيم ستاندارد » في كل من النوعين •

قما التنظيم CH(تشيريكاهوا) فيظهر تغيرا أقل مع تغير الارتفاع عمايظهره الاثنان الآخرافي وعند جبل سان ياسنتو ، في كاليفورنيا أيضا ، نجد علاقة مماثلة ولكنها عكس الأولى تقريبا * فبينما نجد أن التنظيم ST ، كما في السيارا ، هو الكثما وجودا في الارتفاعات المنخفضة وأقلها في المرتفعة ، غير أن تبادل سيادة الوجود كان مع التنظيم CH ، حيث كان قليل الوجود في الارتفاعات المنخفضة وكثيرة في المرتفعة بينما لم يظهر التنظيم AR غير قليل من التغير *

فاذا اعتبرنا أن الارتفاع يهيى، منحدرا حراريا ، فانه من المتوقع اذا ، لأن ST عند أى ناحية واحدة معينة ، يكون فى أعلى كثافة للعشيرة أثنساء المسيف الحارة (يونية سـ يولية سـ أغسطس) بينما فى جبل سان يلسنتو مثلا ، يكون التنظيم CH فى الصعود أثناء الفترة المعتدلة الحرارة (مارس الى يونية) • ويبين الشكل ١٥ سـ ٥ أن ما توقعناه قد تحقق ، مسع طهور عدم استجابة التنظيم AR نسبيا فى هذه الوجهة •



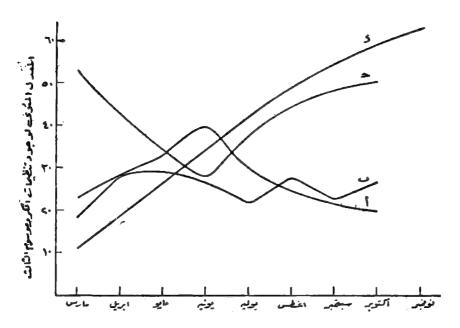
شكل ١٥ $_{-}$ 3 : معدلات وجود كروموسومات « التنظيم ستاندارد » (الأسود) و « التنظيم أرو $_{-}$ ميد » (الأيش) و « التنظيم تشيريكاموا » (المخطط) في درودوفلا سودوابسكيوولا على ارتفاعات مختلفة من جبال سيارا نيفادا $_{-}$ الأبعاد الرأسية بالاقدام والافقية بالأميال $_{-}$

ويمكن وضع الحالة السائلة في العشائر الطبيعية تحت الاختبساوات التجريبية وضعت عشيرة من الدروسوفلا سودوابسكيورا مؤلفة من ١٨٪ للتنظيم الكروموسومي ST و ٨٨٪ للتنظيم CH في قفص تربيسة (دوبزانسكي ١٩٤٨ ب ١٩٤١) وعلى درجة ٢٥٥ مئوية بمات العشيرة في التحول ببطء الى أن وصلت العشيرة الى حالة توازن بعد حوالى تسعة اشهر وكانت مكونة من ٧٠٪ ST و ٣٠٪ CH (شكل ١٥ مـ فا المنحنى د) وعلى درجة حرارة ٢١٥ مئوية لم يكن هناك تحول ملحوظ في حالة العشيرة ، ويبين الشكل (١٥ – ٦) هذه النقطة على مدى فترة زمنية قصيرة وعلى أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من ذلك حيث أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من ذلك حيث أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من ذلك حيث أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من ذلك حيث أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من ذلك حيث أن الموقف في دروسوفلا برسيميليس يكاد يكون على المكس من دالم قيم تواؤهية مختلفة ولكنها تميل الى التساوى على درجة حرارة ٢٥ مئوية الها قيم تواؤهية مختلفة ولكنها تميل الى التساوى على درجة حرارة ٢٥ مثوية (سبايس ١٩٥٠) و

وتشير هذه المساهدات الى استخلاصات ونتائج معينة • فأولا ، من الواضح أن لمركبات الانقلاب قيما انتخابية محددة • وثانيا ، أن فروق القيم الانتخابية كبيرة الى درجة كافية لأن تبقى العشيرة في حالة دائمة التغير بسبب الطبيعة المتغيرة للبيئة المحلية • وثالثا ، أن الخليط ST/CH يتمتع بميزة انتخابية المحلية ، وثالثا) وبعبارة أخرى ، أن

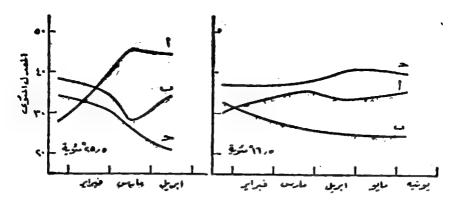
تكوين العشيرة في أي وقت وفي أي مكان يتوقف على البيئة المعينة السائدة ، وأن كل عشيرة كهذه يمكن اعتبارها ذات طبيعة شبيهة بالطراز البيئي الذي بتذبذب حول طابعه القياسي

وعند هذه النقطة يمكن اثارة بعض الأسئلة المينة فما هى طبيعة النظام الوراثى الذى يسمح بتحقيق ضبط التوازن المستمر الدقيق للعشيرة وكلما تغيرت البيئة ؟ ولماذا يستمر وجود بعض الانقلابات المعينة فى عشيرة بدلا من استئصالها ؟ ولماذا تستبعد بعض الانقلابات المعينة ، من التى لها علاقة بالانقلابات الموجودة بالعشيرة ؟



شكل ١٥ ــ ٥ معدلات التنظيمات (أ) و تشيريكاموا » و (ب) و أرو ــ هيد » و (ه) و ستاندارد » في دروسوفلا سودوابسكيورا كدالة للتغيرات الموسمية في منطقة جبل سان ياسنتو بكاليفورنيا يمثل المنحنى د التغير الموسمى في عشيرة تجريبية و بالتنظيم ستاندارد » حيث كانت المشيرة الابتدائية في شهر مارس مؤلفة من ١١٪ و ستاندارد » و ٨٩٪ و تشيريكاموا » •

وتتصل الاجابات عن هذه الأسئلة بطبيعة هذه الانقلابات وتأثيرها على التكوين الوراثي للعشيرة ووجود انقلاب في حالة خليطة ينتج عنه منع جزء من الكروموسوم , بما يحتويه من جينات , من تكوين اتحادات جديدة عاملة عن طريق العبور * وكلما قصر طول الانقلاب قل احتمال حدوث العبور



شكل ١٥ ــ ٦ : التغيرات في معدلات وجود ثلاثة انقلابات في الكروموسوم الثالث في هدوسوفلا سودوأبسكيورا عند تربيتها تحت الظروف المعلية على درجة ٢٥٠ مثرية (إلى اليسار) ، وعلى درجة ١٩٦٥ مثوية (أعلى اليمين) • (أ) « ستأندارد » ، (به تشيريكاهسوا ، (ح) ، الرو _ هيد •

المزدوج ، ونتيجة لذلك ، تستمر الجينات في هذه القطعة كسا هي دون تبادل • وتميل هذه القطع الآمنة الى التفارق الواحدة منها عن الأخرى عن طريق الطفور العشوائي ويصبهم الموقف معدا لاستتباب نظام يرجم وجود الحالة الخليطة للانقلاب • ولما كانت أغلبية الطفرات ضارة وعشوائية فان الانتخاب سيكون ضه الحالة الأصيلة وفي صالح الحالة الخليطة بسبب تأثيرات قوة الخليط (قوة الهجين) • فاذا كان الانتخاب هو لصالح الخليطة وليس لكتلة جينية مفردة ، فانه لن يستبعد أي من الانقلابين من العشيرة • ولكن لما كانت الكتل الجينية المفردة تتمتع بقيم توازمية تختلف باختلاف البيئات ، فأن البيئة المتفررة هي التي تحدد ، عند أية فترة زمنية معينة ، النسبة الصالحة للأفراد الأصيلة والأفراد الحليطة التي تلائم هذه البيئة • فمثلا ، يمكن أن يقال عند مقارنة التنظيم ST مع AR أو CH أنه ذو قيمة تواوُّمية متفوقة على الارتفاعات المنخفضة وفي درجات الحرارة المرتفعة ولكن وجود AR و CH يهيى قسوة الخليطبة التي تسبهم بها الأفراد الخليطة ، وكذلك المسرونة الضرورية للنجاة من تغيرات الحرارة • ومن جهة أخرى ، فأن تفوق الأفراد الجليطة لا يتوقف على الجيدات فقعل التي تقع داخل الجزء المنقلب ، بل على تفاعل الطرز المجموعية (التنظيمات الكروموسومية) الأخرى الموجودة في نفس العشبيرة (ليفين وبافلوفسكي ودويزانسكي ١٩٥٤) • ولذلك فان حالة متواذَّبة من تعدد الصبور ، مهما كانت حساسة كما هو الولضع ، ستكون لها

القدرة على الاستجابة لمجموعة من البيئات الفيزيائية والغذائية والوراثية , تضفى كل منها تأثيراتها الحاصة بها (دوبزانسكى وسباسكى ١٩٥٤) •

والموقف الموصوف فيما سبق خاص بنوع مرن مثل دروسوفلا سودو ـ أبسكيورا و ونفس الشديد التوع دروسوفلا برسيميليس الشديد القرابة له وكذلك لنوع مدروسوفلا ويليستوناى المنتشر جدا في المريكا الجنوبية ، وبحوالي ٤٠ انقلاباً معروفا ، معظمها قصيرة الطول ولهذا النوع القدرة على شغل مواطن بيئيه واسعة التنوع الى درجة كبيرة ، ويبدو من المعقول أن نعزو هذه المرونة الى نظم الانقلاب التي يحملها ٠

غير أن دروسوفلا بروسالتانز نوع جنوبى أيضا ولكنه يختلف عن د ويليستوناى و د وسودوابسكيورا فهو يشغل دروبا بيئية متخصصة جدا ولا يصل الى كثافات عشائرية مرتفعة (دوبزانسكى وسباسكى ١٩٥٤) و وتدل تجارب التربية على أنه لا يعتمد فى تواؤمه على نظام الانقلابات الحليظة وما يصاحبها من قوة الخليط ولكن على القيم الانتخابية المرتفعة لتركيبها الكروموسومى والوراثي فى الحالة الأصيلة . وعلى هذا فان ضرر التربية الداخلية فى د و بروسالتانز ليس شديدا كما هو فى الانواع الاخرى ، فيحتوى الكروموسوم الثالث فى عشائره الطبيعية على حوالى ٩ ـ ١٠٪ فقط من العوامل الميتة أو شبه الميتة فى حين يحتوى فى ويليستوناى وسودوأبسكيورا وبرسيميليس على ٢٥ ـ ٣٣٪ و ٢٥٪ على الترتيب و

ويوجه في عدد من الأنواع الأوروبية ، مثل دروسوفلا أمبيجيوا ود · أبسكيورويديس ، موقف على نقيض الموجود في د · بروسالتانز وهذه الأنواع تكاد لا توجه في حالة أصيلة وقد تكون الحالة الخليطة للانقالابات اجبارية في الواقع (هوايت ١٩٥٤) · غير أنه ليس من المؤكد في هذه الأنواع ما اذا كان الفرض الاجباري لقوة الخليط ضروريا لحفظها أم أن الحالات الأصيلة للنغرات التركيبية مميتة ·

وقد بحث والاس (۱۹۵۳ أ ، ب) موضوع استبعاد انقلابات معينة من العشيرة ويؤخذ معا قبل أنه يبدو أن الدور التطورى الرئيسى للانقلابات مو كبت تكوين الاتحادات الجديدة وبذلك تحفظ قطعة من الكروموسوم ، ذات قيمة انتخابيه في بيئة معينة ، سليمة دون تغير و الا أن هناك طوابع لاجتماع الانقلابات في العشيرة ، تشير ألى أن توافيق معينة من الانقلابات تكون متأسبة لمن في حن أن توافيق أخرى لاتناميها وكسا يتبين من شكل (١٥ سلطة ما في حن أن توافيق أخرى لاتناميها وكسا يتبين من شكل (١٥ سلطة

۷) فان AR و PP (بيكس بيك) هما التنظيمان الرئيسيان في الجنوب الغربي في حين أن AR و CH مي التنظيمات الرئيسية في الغرب •

ونظرا لسيادة هذه التنظيمات وتفوقها , يجب أن تكون الكتل الجينية التى مترل عن طريقها من المجم المفضل و يعزل التوفيق التنظيمي AR-PP حوالي ٦٠٪ من طول الكروموسوم الثالث , والتوفيق AR-ST حوالي ٣٥٪ , والتوفيق AR-ST والتوفيق CH-ST معقدان والتوفيق CH-ST والتوفيقا والتوفيق اللخر (شكل ١٥٠٪) من حيث ان خطوتين أو آكثر تفصل انقلابي كل منهما عن الآخر (شكل ١٥٠٪) وعلى الرغم من طول الكتلة الجينية فان العبور لا يجزئها وغير أن AR يختلف عن ST بانقلاب واحد والكتلة الجينية في توفيقهما أقصر بكثير منها في التوفيقين وتدل مقارنة أخرى لتوافيق انقلابية موجودة على أن التوافيق التي تزيد أو تنقص عن الطول المفضل لا تكون أبدا ، رغم وجودها ، نسبة كبيرة من العشيرة من عبد الأفراد في حين أنها قد تصل الى ذلك من حيث عدد الأماكن التي توجد بها ويظهر أن هذا يرجع الى أن الكتل الطويلة تجزئها الاتحادات توجد بها ويظهر أن هذا يرجع الى أن الكتل الطويلة تجزئها الاتحادات المدورية المصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذي يكفي لتجمع الطفرات الضرورية القصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذي يكفي لتجمع الطفرات الضرورية القصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذي يكفي لتجمع الطفرات الضرورية القصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذي يكفي لتجمع الطفرات الضرورية القصيرة ليس بها قطعة جينية بالطول الذي يكفي لتجمع الطفرات الضرورية

وظهرت نقطة أخرى هامة ، وهى أن ثلاثة من التنظيمات ، التى تتصل فيما بينها بالتتابع البسيط ، يندر أن تشغل نفس المنطقة • فمثلا التنظيمان ST و AR والتنظيمان AR و PP يؤلف كل منهما نظاما متواثما ، ولكن لم توجد عشيرة تحتوى على التوفيق الثلاثي ، PP - ST تتوافر فيها المتنظيمات الثلاثة بنسب عالية ، فاما أن يكون PP نادرا و AR و PP وفيرين واما أن يكون ST نادرا و AR و PP وفيرين واما أن يكون ST نادرا و PP وفيرين • ويعتقد والاس ان التنظيم الثالث في هذه العشائر _ أي PP أو ST حسبما يكون أيهما هو الأندر _ يستبعد أساسيا لأن وجوده يساعد على تجزئة المركبات التواؤمية عن طريق الاتحادات الجديدة • ولا يسلك التوفيق الثلاثي ST — PP — PP — ST عن طريق الاتحادات الجديدة • ولا يسلك التوفيق الثلاثي التنظيم الافتراضي هذا النحو ، ولربما يكون هذا هو السبب في فقد التنظيم الافتراضي المبين بشكل ١٥ _ ٣ • وتشير هذه النظرية الفرضية بقوة أشد الى الحقيقة في أن الانقلابات هي عوامل هامة جدا في المواسة البيئية وأن تعدد الصور المتزن التي تخلقها الانقلابات يتم ضبطها على نحو غاية في الدقة •

ويبقى السؤال الحاص بما اذا كانت الانقلابات تخدم كمراكز لتطور الانواع متطلبا الاجابة عنه • وبمقارنة أنواع متصلة القرابة ـ مثل سودو



شكل ١٥ ـ ٧ التلازمات الرئيسية بين انقلابات الكروموسوم الثالث في دروسوفلا صودوأيسكيورا في غرب الولايات المتحدة •

أبسكيورا وبرسيميليس وميراندا _ يتبين وجود عدد من الانقلابات الميزة • ومد هذا فقد وجدت أنثى من الدروسوفلا ويلستوناى خليطة لستة عشر

انقلابا • ومن المواضع أن الانقلابات في حد ذاتها لا يمكن أن تكون مصدرا للتصنيف ولكن الجينات التي بداخلها قد تتفارق بدرجة كافية لتكوين حاجز يمنع التربية الخلطية • وعلى هذا النحو تتخذ الخطوات الابتدائية للانفصال في نهاية الأمر • فاذا كانت ضغوط القوى ، التي تعمل على حفظ أنظمة التواؤم المسترك ، قوية بدرجة كافية ، فأن الفرص تكون متاحة لتكوين نظام منتخب على أعلى الدرجات وربما يؤدى الأمر الى ظهور نوع جديد • وبكل تأكيد ، تشير دراسات الانقلاب في هذا الاتجاه وتؤكد كفاية وأهمية الانتخاب الطبيعي وفي غالب الأحيان سرعته •

الانتق_الات

ان التقييم التجريبي لدور الانتقالات في عملية التطور أصعب كثيرا مما هو للانقسلابات , ويرجع ذلك غالبا الى أن السكائنات التي تحتوى على الانتقالات , كطراز للتغيرات التي توجد في النظام المتوازن لتعدد الصور بها , تكون فترة حياتها أطول من الدروسوفلا ذات الجيل القصير و ولربما كان طول فترة الجيل هو الذي يحدد طراز التغير الذي يلعب الدور الغالب في التطور و ولا يزال هذا في حاجة الى اثبات , ولكن الحقيقة القائمة أنه لا يعرف الا في المدروسوفلا أن الانقلابات ذات أهمية تواؤمية عظمى م مع أن ذلك ربما يرجع فقط الى أنه من المكن دراستها بنجماح في هذا الجنس من في أن الانتقالات تميل الى أن تكون خاصة بالكائنات الطويلة العمر كالنباتات وأنواع النطاط ١٠٠ النع م غير أنه على الرغم من هذه التحديدات فان الموقف في النباتات يسمع بتقدير قيمة الأهمية التطورية للانتقالات ٠٠

ويستدل من مسع للمملكة الحيوانية (هوايت ١٩٥٤) أن الانتقالات من طراز الالتحام السنتروميرى كانت ذات أهمية في تفيير شكل الطرز المجبوعية للكروموسومات ، وتعديل الأنظمة (الكروموسومية) لتعيين الجنس، وغالبا ما كان يتبع نقل المادة الاوتوسومية الى وحدات النظام الذي يعين الجنس عملية تحويل هذه المادة اليوكروماتينية الى هتروكروماتين ولكن من العسير تقدير المعنى التطورى لمثل هذا التغير ، حيث انه يوجد كحالة مستتبة فقط وليس كحالة انتقالية م وهذا صحيح أيضا فيما يتعلق بالالتحامات عموما السنتروميرية التي تشمل الأوتوسومات فقط وتعتبر هذه الالتحامات عموما

من خصائص النوع آكثر منها وسيلة لتهيئة تعدد الصور الكروموسوهية داخل النوع الواحد ، وذلك بالرغم من بعض استثناهات معروفة و والوحدات التزاوجية الثنائية غير المتكافئة التي تقميز بها بعض مجبوعات النطاط ، وهي شائعة بها قد تمثل حالات للانتقال ولكن اذا صبع هذا فانها تكون من طراز خاص حيث يبدو أن العملية في معظمها تشمل الهتروكروماتين وليسس اليوكروماتين ويغهر أن مركبات الانتقال كالتي تعرف في النباتات لا توجد الا في العقارب البرازيلية ، تيتيوس وأيسومترس ، حيث وجدت انتقالات عديدة في نفس العشائر ويستخلص هوايت ، أنه لما كان هذان الجنسان فري كروموسومات متعددة السنترومير ، ولا يتكون في الذكر فيهما كيازهات فري كروموسومات متعددة السنترومير ، ولا يتكون في الذكر فيهما كيازهات في فلابد من وجود شيء ما خاص بهذا النظام حيث يبدو أنه ليس هناك صبب فلابد من وجود الحمية تواؤمية لأي انتقال في حالات لا يقع فيها عبور و ولا يزال الموقف في الوقت الحاضر دون تغسير و

وفى النباتات لعبت الحالة الهجيئية التركيبية على هيفة انتظمالات ودرا هاما فى التطور . وهى نظام يسود فى مجبوعات معيئة ويحكن هراصة الموقف على أحسن وجه فى جنس الاونوثيرا حيث مركبات الانتقال هى القاعدة وليصنت الاستثناء وهذا الى أن عددا ليسن بالقليل من الأجناس النباتية التى لا تتصل بالقرابة ، تتمتع بخصائص تركيبية هنائلة ، وأن لم تكن بنفس الانتشار (ستبنز ١٩٥٠) ، هما يدل على النشأة المستقلة لمواقف متماثلة فى أزمان وظروف متعددة و

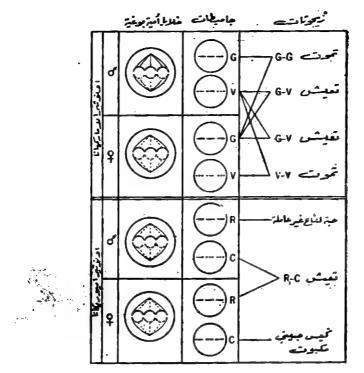
ولكى نقدر الموقف الكروموسومى فى الأونوثيرا ، يلزمنا أن نفهم طبيعة

« مركب رنر » و « تأثير رنر » اللذين سميا كذلك تبعا لاسم مكتشفهما
« رنر ١٩٢٧ ، ١٩٢١) • والهيئة المجموعية الأخادية فى الأونوثيرا عكوفة
من سبعة كروموسومات ذات ١٤ طرفا للتزاوج • فاذا فرض أنه من المحكن
حدوث انتقال تبادلى لأى هن الأطراف مع آخر ، يكون هناك ٩١ توفيقا مختلفا
مكنا للأطراف (١ - ٢ ، ١ - ٣ ، ١ - ٤ ، ١ - ٥ ، ١ - ٢ ، ١ - ٢ ، ١ - ٢ ، ١ - ٢ ، ١ - ٢ ، ١ - ٢ ، ١ - ١ ، ١ مناه
هند التوافيق فى العشائر الطبيعية (كليلند ١٩٤٩ ، كليلند و برير و جيكلر
مفاد التوافيق فى العشائر الطبيعية (كليلند ١٩٤٩ ، كليلند و برير و جيكلر
١٩٥٠) • وهو اكتشاف يشنير ، فى حد ذاته ، اما الى وجود استعقاد شخيط
لكووموسومات الأونوثيرا لأن تجرى بها الانتقالات واما الى أن هذا الطراق
من التغير التركيبي يتمتم بقيمة عالية للحيوية والبقاء •

ومن بين التوافيق المعروفة الأطراف الكروموسومات كان سبعة بالذات تتوق بوضوح غيرها في معدل وجودها وانتشارها • ولأسباب شتى , يعتقد أن هذه التوافيق السبعة تؤلف التنظيمات السلفية التي نشأ منها الآخرون • والانتقال الواحيد يعطى حلقية من أربعية كروموسيومات في الانقسيام الميوزي • كما أن انتقالا ثانيا بين أحد كروموسومات الحلقة وكروموسوم آخر رخارجها يعطى حلقة سداسية الكروموسومات • وبتوالي الانتقالات يمكن الجملول على حلقة مكونة من ١٤ كروموسوماً • ولكن في أية عشيرة لا تبقى جنب الحلقات ثابتة ، حيث تنتج حالات أصيلة تركيبيا ، ونتوقع أفرادا بهاحلقات مِختلفة في الحجم وفي عدد الوحدات الثنائية • ولا تستقر الحالة التركيبية الخليطة ويعم فرضها الا اذا تضمنت كروموسومات الحلقة جينات مميتة ؛ وأقصى مرحلة هي تكوين حلقة من ١٤ كروموسوما وتحمل كل مجموعة أحادية من اللجموعتين ، الكونة من سبعة كروموسومات ، جينات مميتة مختلفة عن الأخرى. وحيث أن الانفصال المتبادل لكروموسومات الحلقة هو التوزيع الوحيد الذي يعطى جاميطات حية ، فان كل مجموعة مكونة من سبعة كروموسومات تصبح ، من حيث الجوهر , مجموعة ارتباطية كبرة واحدة , يقتصر تكوين الاتحادات الجديدة فيها على الأطراف التزاوجية في كل كروموسوم •

وهنه المجبوعات الارتباطية ، التي يتكون كل منها من سبعة كروموسومات منفصلة ولكنها تورث جماعيا ، تعرف و بمركبات رنو ، وكل فرد حامل لحلقات متوازنة من ١٤ كروموسوما ، هو في الواقع وحدة مردوجة حيث يحتوى على مركبين قد يختلف كل منهما عن الآخر اختلافا كبيرا بسبب حدوث الطفرات وعدم حدوث اتحادات جديدة في الأجزاء الدانية من المكروموسومات ، فمثلا تحتوى أونوثيرا لاماركيانا على مركبين يسسميان وجودنزه و و فيلانز ، وعند تهجينهما مع الصور الأخرى يعطيان هجينين نوعيتين مختلفين تماما * غير أن النباتات الفردية من أونوثيرا لاماركيانا ، وهي بصفة عامة ذاتية المتلقيع ، تكون صادقة التوالد ، حيث ان الجينات الميتة الموجودة تمنع وجود الأفراد الأصيلة وتمنع انهيار المركب *

و د تأثیر رنر ، هو تحسین آخر فی النظام ، ویتم تحقیقه عندما ینتقل أحد مركبی رنر عن طریق البیضة فقط وینتقل الآخر عن طریق الاسبرم فقط و وجذا الفصل یمكن تحقیقه عن طریق توطد جینات ممیتة آما جامیطیة واما زیجوتیة • وكما یبین شكل ۱۰ سه تستفل أونوثیرا لاماركیانا احدی الطریقتین وانوثیرا میوریكاتا الطریقة الآخری •



شكل ۱۰ ... ۸ : سلول مركبات الانتقال في أونوثيرا لاماركيانا وأونيرا ميوريكاتا وأعلى الاحتفاظ بخليط الانتقال في لاماركيانا مو عن طريق اختلاف الزيجوتات في القدرة على الحياة طالمركبان جودنز ... جودنز ... (G-G) وفالغز ... فالنز (V-V) ميتان وينسا و اسفل الاحتفاظ بخليط الانتقال في أونوثيرا ميوريكاتا هو عن طريق اختلاف قدرة الأطوار الجاميطية على الحياة و المتاثير الرئيري فنجد أن حبوب اللقاح ويجانز (R) غير فعالة والاكياس الجينية كورفائز (C) مكبوتة و ولا نجد عاملا الاحبوب اللقاح كورفائز والاكياس الجينية ويجائز لتعملي المركب ويجائز ... كورفائز كورفائز ... كورفائز ... كورفائز ... كورفائز

والانفصال المتبادل في حلقة مكونة من ١٤ كروموسوما يحدث بدرجة عالية من الانتظام في الأونوثيرا, وعدم انفصال الكروموسومات لا يقع بنسبة تصل الى التأثير بشكل ملحوظ في الخصوبة أو بحيث تؤدى الى وجود حالات عدم الاكتمال المجموعي ويمكن أن يعزى انتظام انفصال الكروموسومات الى الحقيقة بأنه , رغم الانتقالات الكثيرة , فان جميع الكروموسومات ذات كروموسومات وسلطية السنترومير ، وهي سسمة تسمع بسهولة حركة الكروموسومات على الصفيحة الاستوائية وهذا يعنى أن الانتقالات التي تنجح في البقاء ليست مجرد انتقالات تبادلية بل هي أيضا متساوية الطول خقريبا و

وتقدم أنواع الأونوثيرا الموجودة بأمريكا الشمالية صورة عامة عن الكيفية التى سار بها التطور عن طريق مركبات الانتقال • ويتضح الى حد لا بأس به مزايا قصور كل من الطرق والهدف (كليلاند ١٩٣٦، ١٩٥٠) ، وبالتأكيد يمكن القول بأن أنواع الاونوثيرا قد حققت مركزها التطورى وتباينها الحالى بطريقة تطورية فريدة غير قياسية •

ويمثل مركب أونوثيرا هوكاراى في كاليفورنيا والمناطق المجاورة الحالة السلفية في أمريكا الشمالية ، فنجد أن تكوين الوحدات التزاوجية الثناثية ، والعبور طبيعيان وأن النباتات كبيرة الأزهار مفتوحة التلقيع ، وبالاتجام



شكل ١٥ ــ ٩ : توزيع الأنواع والطرز المختلفة للأونوثيرا في الولايات المتحدة • أنظر صلب

الى الشرق (شكل ١٥ ـ ٩) نجد منطقة انتقالية تكثر فيها الهجن التركيبية ونصادف أفرادا ذات حلقات مكونة من أربعة أو سنة أو ثمانية كروموسومات وتوجد بعض هذه الحلقات في حالة متوازنة للميتات ، غير أن معظمها خال من الميتات ، وحيث توجد الميتات تصبح حالة الحلط التركيبي سارية المفعول نوعا ما وبينما نجد في الجهات التي توجد بها جينات مميتة أن المركبات الحلقية ليست مستديمة وأن الانتقالات وطافية ، وليست و ثابتة ، في العشيرة وتجمم هذه المنطقة الانتقالية طرز ائتلاف مفكك ، مجموعة اربجوا ، تشبه

أونوثيرا هوكاراى فى أنها كبيرة الأزهار • ومفتوحة التلقيع ولكنها تمثل تغيرا تدريجيا من حالة هوكاراى الفموذجية من كلتا الوجهتين المظهرية والسيتولوجية •

ومن جبال روكى فى الشرق الى وادى المسيسيبى توجه مجمهوعة ستريجوزا وتتميز بوجود حلقة من ١٤ كروموسوما ومميتات متوازنة وأزهار صغيرة وتلقيح ذاتى وأوراق سميكة تميل الى الرمادى وتسهم البيضة والاسبرم بالمجموعتين الكروموسوميتين الأحاديتين ، مركبى رنر ألفا وبيتا ، على التوالى و ويختلف كل منهما عن الآخر تماما رغم أن كلا منهما لا يبعد كثيرا عن الحالة السلفية هوكاراى والظاهر أن مجموعة ستريجوزا ذات طبيعة هجينية مستديمة ، حيث انها نشأت من عشيرتين متفارقتين ، احداهما قادمة من المنطقة الشمالية الغربية للولايات المتحبة والثانية صاعلة شمالا من المكسيك ومتجهة شرقا من الفاصل القارى و تداخلت منطقتا هاتين العشيرتين و تهجنتا معا لانتاج الهجيني المائم الموجود وعند تلقيح كل من مركبي ألفا وبيتا الى نوع آخر تعطيان نسلا شبيها بستريجوزا مما يشير الى تشابه التركيب وبيتا الى نوع آخر تعطيان نسلا شبيها بستريجوزا مما يشير الى تشابه التركيب

ومجموعة و باينيس » , وهى تشبه من الوجهة الوراثية السيتولوجية مجموعة و سستريجوزا » ولكنها تختلف عنها مورفولوجيا , تتالف من ثلاث سلالات مميزة تشغل معا مساحة جغرافية شاسعة فى شرق الولايات المتحدة ولكن مع شغل كل منها , الى حد ما , لمنطقة خاصة • وتقع و سلالة ١ » غرب جبال الليجينى والى وسط الجنوب قليلا وتصل الى المحيط الاطلنطى فقط فى كارولينا الشمالية وفرجينيا • وهى ذات أوراق عريضة سميكة مجمدة وهو مظهر يحدده المركب و الفا » (من البيضة) • ويعطى المركب و بيتا » ومو مظهر يحدده المركب و الفا » (من البيضة) • ويعطى المركب و بيتا » وتمتد و سلالة ٢ » , ولا يمكن تمييزها مظهريا عن و سلالة ١ » , من وسكونسن شرقا الى المحيط الأطلنطى فى كندا وجنوبا على امتداد السهل وسكونسن شرقا الى المحيط الأطلنطى فى كندا وجنوبا على امتداد السهل الساحلى الى كارولينا الشمالية • والصورة الوراثية السيتولوجية بها عكس الموجودة فى و سلالة ١ » من حيث ان مركب و ألفا » الذى تسهم به البيضة يعطى فى تلقيحاته الخلطية نسلا بالمظهر و ستريجوزا » • بينما يتمتع مركب يعطى فى تلقيحاته الخلطية نسلا بالمظهر و ستريجوزا » • بينما يتمتع مركب و بيتا » بامكانيات المظهر و باينيس » والظاهر أن و سلالة ٣ » ، التى توجد فى كارولينا الشمالية وفرجينيا ، وهى أحدى نواتج السلالتين الأخرين ، ويعطى فى كارولينا الشمالية وفرجينيا ، وهى أحدى نواتج السلالتين الأخرين ، ويعطى فى كارولينا الشمالية وفرجينيا ، وهى أحدى نواتج السلالتين الأخرين ، ويعطى

ويتطابق تقريباً مدى مناطق انتشار مجموعة « بارفيغلورا » مع مناطق السلالة ٢ من باينيس ، كما يتوقف شكلها المورفولوجى المميز على مركبات بيتا الموجودة بها • أما مركبات ألغا التي بها فهى من نوعين ، يعطى أحدهما تأثيرا شبيها بستريجوزا والآخر شبيها بباينيس ، ولا يعرف على التأكيد أصل مركب بيتا الموجود بها ، ولكن هناك تشابها تصنيفيا لريمانيا ، وهو جنس من الأونوثيرا ، يرتبط بدوره بأنواع الأونوثيرا الموجودة في أمريكا الجنوبية •

وتتوزع مجموعة « جرانديفلورا » في الجنوب الشرقى • ويوجد بها أفراد تظهر سبعة أزواج ثنائية مع عدم وجود مميتات ، بينما يظهر الباقى حلقة نموذجية من أربعة عشر كروموسوما مع وجود أو عدم وجود مميتات • ولما كانت كبيرة الأزهار ومفتوحة التلقيح فهي تتصل بالنوع السلفي هوكاراي • وتختلف الأفراد التي تحمل حلقات الأربعة عشر كروموسوما أساسيا في مركب بيتا الموجود بها والذي لا يعرف الى الآن أصل نشأته •

وعلى هذا , فإن الطابع التطورى هو التكوين الابتدائي لحلقات صغيرة تزداد في الحجم إلى أن يشترك فيها جميع الكروموسومات الأربعة عشر عند الانقسام الميوزى ولذلك فإن النظام يأخذ شكل قمع تطورى تتزايد حدود مرونته ضيقا ولما كان انفصال الكروسومات من الحلقات الصغيرة لا تصل درجة انتظامه إلى الدرجة الموجودة في الحلقات الكبيرة فإن الانتخاب لا يكون في مصلحة الحلقات الصغيرة ولهذا فإنه بمجرد تكوين انتقال جديد , يكون هناك ميل أيضا لتكبير الحلقة , ويساعد الانتخاب في هذا الاتجاه قوة الحليط الناتجة من التوافيق الجينية المختلفة (ويشابه الموقف هنا ابتدائيا الموقف في مركبات الانقلاب في المدوسوفلا) و وتزداد حالات الحلط التركيبي تدعيما , مع ما يصاحبها من تأثيرات قوة الحليط , كلما أدمجت الميتات في النظام و

ومن هذا نرى أن الاونوثيرات قد استخدمت عددا من الوسائل الوراثية الرجعية في جوهرها ، كل منها ضارة الى حد ما ، وقد جمعتها في نظام واحد

يعمل بنجاح كبير • وهذه الوسائل هي كما يلي : (١) الانتقالات التبادلية التي تؤدى الى خفض الحصوبة بسبب عدم الانفصال ، والتي تخفض العبور بدرجة كبيرة بسبب النظام الارتباطي الذي تكون ، (٢) تراكم الميتات والطفرات الأخرى الضارة ، (٣) التلقيح الذاتي ، الذي يرجح في ذاته التربية الداخلية ونقص المنفوان • وأى من هذه الوسائل الثلاث ، في الأنواع المفتوحة التلقيح ، تكون ضارة وراثيا ، ولكن تؤدى الانتقالات الى تكوين مجموعات ارتباط مختلفة (المركبات) ، كما تدعم المهيتات حالات الخلط التركيبي وما يصاحبه من تأثيرات قوة الخليط ، كما أن التلقيح الذاتي يمنع التلقيحات الخارجية التي تميل الى تجزئة المركب • وعلى هذا الأساس ، فان نهج سير التطور في الأونوثيرات هو تكوين المركبات الحلقية متبوعا بادماج الميتات ثم استتباب التلقيح الذاتي • ولا يكون لهذا النظام أي معنى تطوري الا اذا وقعت هذه الأحداث بهذا الترتيب •

ومع ذلك فان النظام لا يخلو من عيوب ، فبينما توفر الحلقات الكبيرة والميتات المتوازنة والتلقيح الذاتي مجتمعة ، قيمة عالية للقدرة على البقاء به الأونوثيرات عديدة وناجحة وتغطى مساحات شاسعة وتشغل مواطن بيئية مختلفة بفان هذا النظام قد نجح في منع التعدد المجموعي من أن يكون العامل التطوري الهام الذي أصبحه في المجموعات النباتية الأخرى • حيث انه اذا دخل التعدد المجموعي (أنظر الباب التالي) بالإضافة الى حالة الخلط التركيبي الموجودة ، فقه يؤدى ذلك الى درجة كبيرة من العقم بسبب الاحتمالات المقدة وغير المنتظمة التي تتوافر عندئذ أثناء الانقسام الميوزى • ويعرف التعدد المجموعي في بعض الأونوثيرات المهينة ولكن في الحالات التي يصاحب فيها الخلط التركيبي لا تكون له قيمة من ناحية مقاومتها في البقاء •

وهناك عاملان لتكوين السلالات المتعددة يقدمان الى البيئة شتى الصور للانتخاب و الأول هو التلقيع الخلطى الذي يحدث ويتيسر ، عن طهريق هذه الوسيلة ، اجتماع المركبات التي نشأ كل منها مستقلا عن الآخر ، وتعطى ، كما نرى في التلقيحات التجريبية ، أفرادا في الجيلين الأول والثاني ذوى حلقات كروموسومية من أحجام مختلفة الى جانب وحدات ثنائية وعندئذ يمكن أن يجرى انعزال الجينات بين الكروموسومات النظيرة المتزاوجة وينتج عن ذلك فورة من الطرز الحيوية يمكن للانتخاب أن يعمل عليها وسيكون اتجاه الانتخاب ثانية نحو تكوين حلقة من ١٤ كروموسوما ، ولكن احتمال

نشوه سلالات جديدة ذات توافيق جينية مختلفة هو احتمال كبير • والحقيقة وفرة السلالات العديدة في الطبيعة ، مما جعل تقسيم هذه المجموعة في غاية الصعوبة ، تدل على أن التلقيح الحلطي يحدث بدرجة تكفي لمتوفير تصنيفات واسعة من الطرز للانتخاب •

والمصدر الثانى للتباين هو نتيجة العبور الذى يقع بين المقاطع النظيرة في حلقة الأربعة عشر كروموسوما • والى حد ما بسبب الطريقة العشوائية التى تنشأ بها مركبات الانتقال ، قد يحدث أحيانا أن يقع عبور بين المقاطع الدانية الموضع وبين المقاطع الأخرى النظيرة لها • وعند تكوين كيازمات دانية يشاهد في الانقسام الميوزى الشكل 8 بدلا من الحلقة • وتتجزأ المركبات بسبب أن العبور يشمل أيضا تبادل الأطراف • ويكون الكثير من التوافيق الناتجة من مثل هذه الأحداث غير قادر على الحياة ولكن البعض الآخر النادر قد يكون متزنا مع اختلاف المحتوى والترتيب الجينى عن التنظيمات التي نشأت منها ، وهكذا تهيى • ثانية للتصنيف •

والخلط التركيبي عن طريق الانتقالات موجود آيضا في نباتات أخسرى (مستبنز ١٩٥٠) • ويعرف و ريو ديسكولور ، وهو جنس وحيد النوع ، ذو صبورة واحدة ذات ١٢ كروموسوما ، ولم يشاهد أبدا بها تكوين كيازمات وسطية • وحتى في الصورة الرباعية المجموعة ، فان تكوين الوحدات الثناثية يكون قليلا جدا (وولترز وجيرستل ١٩٤٨) • وفي و بايونيا كاليفورنيا ، و و ب براونياى » و و جوديشيا هويتنياى » توجد أفراد كشيرة ذات حلقات من أحجام مختلفة ولكن لم يوجد بينها أفراد وصلت إلى الحالة المستقرة الموجودة في الاونوثيرات • ويمكن افتراض أن هذه الانتقالات لم تثبت بعد ، وأنها ستظل و طافية ، حتى تتكون الميتات وتفرض الحالة الحليطة •

وفي الداتورا اشتركت الانتقالات في تكوين كثير من السلالات الأصيلة والمختلفة سيتولوجيا وقد أمكن تعريف هنه السلالات ، في الداتورا سترامونيوم ، عن طريق اختيار احداها لتكون السلالة القياسية وتهجين السلالات الأخرى مع السلالة القياسية هنه ويمكن ادراك وجود الانتقالات عن طريق تكوين حلقات كروموسومية رباعية في الهجين السلالي وقد سمى كل منها (طرازا أوليا) وقد أمكن تعريف ٩٦ من هذه الطرز بعد اجراه سوالي ٧٠٠ تهجين سلالي (بليكسلي ١٩٤٠) ولكن لم توجد حالة واحدة

استقرت فيها الحلقة (الرباعية) على هيئة نظام للمميتات المتوازنة • وفي دراسة مقارنة لأطراف الكروموسومات في « د • اينوكسيا » و « د • ميتيلويديس » و « د • ميتيل » مع الطراز الأولى I (القياسي) في « د • سترامونيوم » ، ظهر وجود انتقالات عديدة أصبحت مستقرة في الطبيعة في الحالة الأصيلة ، ومع ذلك استخلص ساتينا (١٩٥٣) أنه لا توجد علاقة مباشرة بين الانتقالات ونشأة الأنواع (التنوع) •

البابالسادسعشر

اكتعدد المجموعي والنطوير

اتينا في الباب السادس ، على وصف طرز التعدد المجبوعي وخصائص سلوكها الوراثي والسيتولوجي • ومن الواضح أن هذه الحصائص التي لها تأثير عميق على الطاقة التوالدية للفرد والتباين الوراثي للنسل لابد من أن تؤثر على الدور الذي يمكن أن يلعبه التعدد المجبوعي في التطور • ولكن هذه المعلومات لا توفر جوابا كاملا على استغلال النباتات الناجع للتعدد المجبوعي ومن الضروري بحث أثر التعدد المجبوعي على التركيب البنائي للفرد وأدائه للعمل أيضا •

وكانت النتيجة أن أصبح التعدد المجموعي ، كعامل في التطور ، من بين جميع الأنظمة التي تسهم في تكوين الأنواع الجديدة أشدها من حيث فهمنا لها، على أن انتشارها في المملكة النباتية بالمقارنة مع ندرتها النسبية بين الحيوانات لم يفسر تماما للآن و ولكن لا يمكن أن يكون هناك شك في أهميتها البالغة الأثر على فلورا العالم وبصفة خاصة على النباتات السرخسية ومغطاة البدور وبصفة أساسية ، عن طريق التعدد الحلطي ، أكثر مما هو عن طريق التعدد اللحائي للمجموعات و

تاثيرات التعدد المجموعي على التركيب البنائي والوظيفة

يتوقف نجاح الفرد المتعدد المجموعات الجديد النشأة على طاقته التوالدية ومقدرته على ايجاد درب بيثى يوافقه • ولابد من أن يكون هناك توافق بين نجاح النشأة الجديدة واتاحة الفرصة البيئية المناسبة •

وبالطبع تعتمد الطاقة التوالدية على النظام الكروموسومى للفرد و ولهذا نجد أن متعددات المجموعات الخلطية (وتشمل الطرز المقطعية) لها فرصة أكبر في الحياة والبقاء • كما أنها تعتمد أيضا على التوافق الوراثي بين المجموعات الكروموسومية المجتمعة • وكان يعتقد سسابقا أن عقم المتعددات الذاتية للمجموعات يصح أن يرجع الى شذوذ انفصال الكروموسومات الناتج من تكوين وحدات تزاوجية عديدة الكروموسومات , ولكن الدراسات التي أجريت على المتعددات الذاتية للمجموعات في الذرة والحس وحنك السبع والأنواع الأخرى تشير الى أن الأساس في ضعف عقد البذور يرجع الى عدم التوافق الوراثي بقدر ما يرجع الى عدم الانتظام الكروموسومى • كما قد يتأثر التوافق الذاتي أو التنافر بحالة التعدد المجموعي • ولكن يبدو أن الاستخلاص العام هو أن الموقف الموجود على المستوى الثنائي للمجموعة يقوى ، بكل بساطة ، على المستوى المتعدد للمجموعة بدلا من أن يجرى به تعديلا كبيرا • ولا يوجد ما يدل على وجود عدم التوافق الذاتي في النباتات الثنائية المجموعة والتوافق الذاتي في الرباعية المجموعة الا في تيوليبا وهياسانتص (لويس ومودليبووسكا ١٩٤٢) •

وتأثير التعدد المجموعي على فسيولوجيا ومورفولوجيا الفرد يحدد على أوسع مدى ، قدرته على توطيد نفسه • وتعرض الأفراد المتعددة المجموعات الخلطية بصفة عامة ، خليطا من المميزات الأبوية • وتنحرف درجة التشابه نحو هذا الأب أو ذلك تبعا لتداخل السيادة ، ولكنه من الصعب تحديد مدى كون الفروق الكمية أو النوعية انعكاسا للنظام الوراثي أو لحالة التعدد المجموعي في حد ذاتها • ثير أن رباعيات المجموعة المستحدثة صناعيا تسمح بتقدير تأثيرات التعدد المجموعي في وسط متماثل أساسا • وكثيرا ما يحدث تضخم في الحجم ، ولكن ذلك ليس عاما • والحلايا الرباعية المجموعة ، عموما اكبر من الثنائية المجموعة ، ولكن الزيادة في الحجم الاجمالي للافراد يعتمد أيضا على

عدد الخلايا وعلى درجة استطالتها (شكل ١٦ – ١) • وتجاريا ، يوجه حنك السبع (انترهينم ماجوس) والماريجولد الرباعية المجموعة والضخمة الحجم ، كما يمكن تمييز كوثبرتيا جرامينى الرباعية المجموعة الذاتية بسهولة من أصلها الثنائى المجموعة عن طريق حجمها وقوة نموها (جايلز ١٩٤٢) • ومن ناحية أخرى ، فانه لا يمكن مظهريا تمييز نباتات الترادسكانتيا الثنائية المجموعة من الرباعية • في حين أن دراسة نباتات الطور الجاميطي في الموس ، في عشيرة يجرى بها انمزال وضوعفت كروموسوماتها صناعيا ، أظهرت أن الزيادات في حجم الحلية في النباتات الثنائية بمقارنتها بالأحادية كانت آكثر ما تعتمد على التركيب العاملي حيث انه مع التضاعف ، أظهر البعض زيادات كبيرة والبعض زيادات ضئيلة والبعض الآخر لم تظهر به زيادة على الاطلاق (توبلر

ويمكن تلخيص التغيرات الأخرى الهامة التي يحدثها التعدد المجموعي كما يلي (ستبنز ١٩٤٠ ، ١٩٥٠):

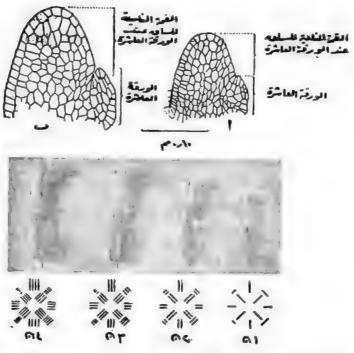
(۱) بصفة عامة ، تساير الزيادة في حجم الخلية الزيادة في المحتوى المائي، ويميل هذا الى جعل رباعيات المجموعة أقل من الثنائية في مقاومة الصقيع بسبب انخفاض الضغط الأزموزي في العسير الخلوي • وهذا بالطبع على الاعتقاد العام المسلم به ، بأن متمددات المجموعة آكثر تحملا للظروف البيئية من ثنائيات المجموعة ، ولكن بالرغم من أن حذا قد يكون صحيحا في حالة متعددات المجموعات الخلطية فليس من الضروري أن يكون كذلك في حالة متعددات المجموعة الذائية •

(۲) على الرغم من تناقض الأدلة , يبدو أن معدل النمو أبطأ في متعددات المجموعة منه في الثنائية • فالتكوين الفسيولوجي أبطأ ولكن قد يكون ذلك بسبب ابطأ معدل الانقسام الحلوى أو نقص متناسب في امداد كميات الأوكسجين أو ابطأه معدل التنفس (نوجل ١٩٤٦) • وتبين نشاطات الكاتالاز والدياستاز والدياستاز هبوطا نسبيا لكل وحدة من الوزن في النباتات الرباعية المجموعة بمقارنتها مع ثنائية المجموعة ، في حين يكون محتوى فيتامين ج أعلى في متعددات المجموعة • غير أنه من الصعب تقدير علاقة هذه العوامل بمعدل النمو •

(٣) وعادة يزيد أو يتعدل حجم أعضاء معينة في النبات ، وبصفة خاصة الأجزاء الزهرية أو البفور ذات الطراز المصدود للنمو وقد تتخمذ

هنه التاحيثة من النمسو شكل أوراق خلطة السبك في بعض الأنواع كالفرة بينما قد ينقص الحجم في ثمار الطماطم ، كما قد تكون أجزاه أخرى لمشد قصرا أو أكثر عرضا كلوراق بعض الأنواع في المائلة البلانجائية وثمار المناتورة ، الا أن تأثيرات التعدد المجموعي ليست متزايفة حيث ان المعرجات المالية من التضاعف تؤدى في النهاية الى تقزم ملحوظ ، والمزعوم أن ذلك يحدث عند الوصول الى درجة معينة من التنافر أو علم التوافق •

(3) يتأخر وقت الازهار وغالبا يطول ، وهناك فرض بأن هذا يتصل بابطاء معدل النمو الذي يمكس بدوره معدلا أبطأ لسرعة الأيض * ومن المكن بالنسبة للأنواع التي تزهر في الربيع أن يطول موسم التوالد ، ولكن قد يكون هذا ضارا بالأنواع التي تزهر في أواخر الصيف أو في الخريف ، والتي قد يعوق توالدها الحدوث المبكر للصقيع *



شكل ١٦ .. ١ : تأثير عدد الكروموسومات على حجم الخلية وحجم الزهرة • (أعلى) قبتاً وبدايتا الورقة العاشرة في (أ) نبات ثرة ثنائي المجنوعة (ب) نبات ثرة وباعى المجنوعة • (اسفل) الزيادة في حجم الزعزة في طبع التعزيف المادرة العادية وثنائية وثلاثية ورباعية المجدوعة •

ومن ناحية أخرى , فأنه منا يؤدى الى الخطأ اتخاذ موقف ايجابى عن وجود أهمية تطورية لتأثير التعدد المجموعى على التركيب البنائي والوظيفة وقد أجريت هذه الدراسات بصفة أساسية على رباعيات للمجموعة مستحدثة صناعيا ، وقد قدم ستبنز (١٩٤٥) وكلوسن و كك و هايزى (١٩٤٥) تعليلا قويا يدعو للاعتقاد بأن التعدد المجموعى الذاتي قد لعب دورا صغيرا نسبيا في التطور بالمقارنة مع التعدد المجموعي الخلطي وعلى فرض أن الخط الفاصل بين التعدد المجموعي الذاتي والتعدد المجموعي المقطعي ضعيف التحديد فيما يتملق بالنظام الكروموسومي ، فأن تأثيرات قوة الخليط في الطرز المقطعية قد تدل على أنها تؤلف فئة مختلفة تماما وراثيا و

توزيع متعددات المجموعات

وباستثناء النباتات الدنيا ، فان التعدد المجموعى (والمقصود التعدد المجموعى الخلطى آلا اذا نص على غير ذلك) يوجد في جميع المملكة النباتية •

وفى البكتريا والفطر لا يعرف سيتولوجيا شيء عن امكان وجود التعدد المجموعي , وقد استحدثت رباعيات المجموعات فقط في بعض السلالات المعينة من خميرة الخبز (ساكاروميسيس سيريفيسي) (عن طريق المعاملة بالكافور) وقد أدرج تيشلر (١٩٥٠) عددا من الطحالب على أنها تحتوى على تعدد مجموعي من درجات مختلفة ، ونفس الشيء صحيح بالنسبة للحزازيات ويمكن في الأخيرة استحداث التعدد المجموعي عن طريق استنماء طور جاميطي ثنائي المجموعة من الطرف المقطوع لحامل كبسولة الأبواغ *

اما في النباتات الوعائية ، فان عاريات البنور هي الوحيدة التي فشلت في استغلال التعدد المجموعي الى درجة ملحوظة كنظام تطورى ميسور • والرتب « اكويسيتيلات » و « ليكوبودييلات » بقايا فلورا شاسمة كانت منتشرة في العصور الجيولوجية الأولى • وتدل أعدادها الكروموسومية على أنها بقايا نظام قديم للتعدد المجموعي (مانتون ١٩٥٢) • وتحتوى أنواع جنس « اكويسيتم » (ذيل الحصان) على العدد ١٠٨ كعدد كروموسومي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي أحادي متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي المتواني متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « السيلوتم » على حوالي المتواني متجانس ، بينما يحتوى نوعان من جنس « الميسيتيريس » في التوانى ، والجنس « تميسيتيريس » في التوانى ، والجنس « تميسيتيريس » في التوانى ، والمين بينما يحتوى نوعان من جنس « الكويسيتيريس » في التوانى ، والمين « تميسيتيريس » في التوانى « ٢٠٠ من الكروموسومات على التوانى « ٢٠ من الكروموسومات على التوانى « ١٠ من الكروموسومات على التوانى « ٢٠ من الكروموسومات ال

الخلایا الثنائیة المجموعة علی آکثر من ٤٠٠ کروموسوم ولا یمکن اعتبار مثل هذه الأعداد العالیة الا أنها دلیل علی القدم وأن درجة التعدد المجموعی قد اضفت علیها وسیلة للتلکؤ فی البقاه فی عالم أزیحت عن معظمه وشغل بغیرها و تتراوح الأعداد الکروموسومیة الثنائیة فی جنس دلیکوبودیوم، من ۱۸ الی ۱۸ الی مالا یقل عن ۲۱۰ کروموسوما ، وفی و الایسوایتات ، من ۲۰ الی آکثر من ۱۰۰ کروموسوم ، ولکن فی و السلاجینللا ، وهو جنس یحتوی علی حوالی ۱۰۰ نوع نجد به عددا منخفضا واحدا متجانسا وهو تسعة کروموسومات ۰

وتنقسم د الغيليكالات ، (السرخسيات) الى د يوسبورونجيات ، و و لبتوسبورونجيات ، والمعتقب أن الأقيام هي الأولى • وربسا تكون و و لبتوسبورونجيات ، والمعتقبة أن الأقيام هي الأولى • وربسا تكون ويحتوى النوع « أفيوجلوسوم فالجاتم ، على أكثر من ٥٠٠ كروموسوم كعده ثنائی ، ویحتوی د ۱ ۰ لوسیتانیکوم ، من ۲۵۰ الی ۲۳۰ کروموسوم ، فی حين أن « بوتريكيوم » من نفس العائلة يحتوى على مجرد ٩٠ كروموسوما · · وقد سجلت الأعداد الكروموسومية الثنائية المجموعة ٢٦ ، ٣٦ أفي عائلة « هايمنوفيللاسي » وتحتوي عائلة « الأوزمانداسي » والتي يعتقد أنها تقم من حيث تسلسل النشأة بين السرخسيات القديمة والحديثة ، على عدد ثناثي متجانس هو ٤٤ ، ومن غير المحتمل امكان اعتبارها من متعددات المجموعات ٠ وتمثل و البوليبودياسي ، أكبر عائلة في سرخسيات و اللبتوسبورونجيات ، الحديثة , وينتشر فيها التعدد المجموعي • ومعظم الأعداد التي سجلت رباعية المجموعة وفي بعض الأحيان سداسية أو ثمانية أو عشارية ٠ غير أنه لا يتيسر دائما التحقق من درجة التعدد المجموعي ، حيث لا تعرف ، في كثير من الحالات ، الأعداد الأساسية (وجد العددان ٣٧ و ٤١ ولكونهما عددين أوليين ، قد يمثلان اتجاهات لعدم الاكتمال المجموعي أو أعدادا أساسية حقيقية) • ولا توجد بن السرخسيات حالة مؤكدة للتعدد المجموعي الذاتي الطبيعي ، وأما التهجن فمعروف أو مشكوك في أنه قد لعب دورا هاما •

ويقدر مانتون أن ٥٣٪ من السرخسيات البريطانية متعددة المجموعات بينما يوجد ٤٢٪من بين عشيرة السرخسيات في جزيرة ماديرا متعددة المجموعات ولربما كان فرق النسبة المئوية ليس له أهمية ولكن مازال مناك فرق ملحوط في درجة التعدد المجموعي و فاغلبية السرخسيات البريطانية رباعية المجموعة

وما زالت هذه على اتصال جغرافى مع أسلافها الثنائية المجموعة وفى مراحل تطورها • ويمكن اعتبار التعدد المجموعى من هذا النوع بأنه حديث الأصل • وينشأ ، تبعا لمانتون ، عندما تجمع الانقلابات المناخية أنواعا كثيرة وتتهيأ الظروف لحدوث تهجينات كثيرة • ومن ناحية أخرى نجد سرخسيات ماديرا المتعددة المجموعة من درجة عالية لتعدد المجموعات وأن الأنواع الثنائية المجموعة قد توطدت كأنواع متوطنة • ولذلك ، فلابد من أنها تكون قديمة التسلسل النشوئي وإنها قد استقرت وقد تعدت المرحلة النشيطة للتطور •

وتوجد متعددات المجموعة في معراة البدور بين « النيتالات » • وفي المخروطيات نجد أن بعض أنواع «البودوكاربوس» مثل «سيكويا سبمريفنس» و « جونيبروس كينسيز صنف فيتزيريانا » رباعية المجموعة ، في حين أن « سودولاريكس أمابيليس » قد تكون متعددة المجموعة ، أو ببساطة اكثر قد تكون حالة لزيادة عدد الكروموسومات عن طريق تكوين الكسرات • ولما كان ٢٠ من بين ٢٢ من كروموسوماتها ذات سنتروميرات طريفية واثنان منها السنترومير فيهما وسطية ، فمن المحتمل أن الأربع والعشرين ذراعا الرئيسية تناظر الأربع والعشرين ذراعا المرجودة في معظم المخروطيات (ن = ١٢ وجميع الكروموسومات وسطية السنترومير) • ولا يعرف « بالجنكو » أو والسيكاد » أنواع متعددة المجموعات •

وتؤلف النباتات المتعددة المجموعات من ٣٠٪ الى ٣٥٪ من مغطاة البذور ستبنز ١٩٢٨ ، ١٩٤٠ ، ١٩٤٠ ، تيشلر ١٩٥٠ ، دارلنجتون وجاناكى _ آمال ١٩٤٥) ولكن من الواضح تماما أن توزيعها ، وهو مبنى غالبا على دراسات المنطقة المعتدلة ، داخل العائلات النباتية غير منتظم للغاية ، فغي النجيليات حوالي ٧٥٪ منها متعددة المجموعات وتوجد نسبة عالية منها في العائلات الوردية والبوليجونية والحبازية والكراسيولية والنيمفية والارابية أما في العائلات الأحادية الفلقة ، السمعدية والسمارية والسوسنية ، فان التعدد المجموعي المكتمل وغير المكتمل يسبب اختلاط الصورة لوجود سلسلة غير تضاعفية لأعداد الكروموسومات ، وفي عائلات أخرى ، تكون الأجناس غير تضاعفية لأعداد الكروموسومات ، وفي عائلات أخرى ، تكون الأجناس غير جنس الصفصاف بالعائلة الصفصافية كثير من متعددات المجموعة ، ويظهر ولا تظهر متعددات في جنس الحوالة الذي يظهر به متعددات للمجموعة ، وفي المؤنس الوحيد في العائلة التامولية الذي يظهر به متعددات للمجموعة ، وفي المؤنس الوحيد في العائلة التامولية الذي يظهر به متعددات للمجموعة ، وفي

أجناس معينة مثل الكريباص والسولانم نجد أن بعض الأقسام كلها ثنائية المجموعة والبحض الآخر خليطة من الاثنين وفي العائلات الواسعة الانتشار مثل الزانية والتوتية والقرعية والبوليمونية لا يعرف بها التعدد المجموعي ومن العسير أن نرى أى نظام معين أو أى سبب لهذه التوزيعات ، ولكن لما كان التهجين والتعدد المجموعي يسيران معا جنبا الى جنب فلا غرو أن مجموعات محينة من منطأة البذور ، مثل العائلة الوردية تعرض مثل هذه المشاكل التقسيمية .

على أن ستبنز (١٩٣٨) قد بين وجود بعض الارتباط بين التعدد المجموعي وشكل النبات و وبوجه عام , يمكن تقسيم مغطاة البذور الى أنواع خصبية وعشبية معمرة وحولية و وبادراج جميع الأعداد الكروموسومية التي حدد , يتبين أن التعدد المجموعي أكثر ما يسود بين النباتات العشبية المعمرة وأقل ما يوجد بين النباتات الحشبية ولا يمكن تعليل الفرق بين النباتات العشبية المعمرة والنباتات الحولية بافتراض أن التعدد المجموعي قد حول الأنواع الحولية الى أثواع سعمرة أو أن المعمرة قد اشتقت من الحولية ذات الأعداد الكروموسومية المنخفضة , كما اقترح ذلك مونتزينج (١٩٣٦) . وأكثر الاحتمال أن الجواب يقع في المقيقة بأن الحوليات لها فرصة معينة ضئيلة لتكوين متعددات المجموعات أثناء السنة الواحدة التي تعيشها ولا سيما اذا كانت هجنا نوعية عقيمة و أما الهجن المعمرة المقيمة , اذا كانت قوية وتتمتع بوسيلة للتكاثر الخضري فليس أمامها سوى الانتظار حتى تتهيأ لها الفرصة للتضاعف لانتاج متعدد مجموعي خلطي خصب و

وقد يكون ما يظن أنه من القلة النسبية لمتعددات المجموعة فيما بين الأنواع الشبية هضللا الى درجة كبيرة ، وكما أشار ستبنز (١٩٣٨) ، فان الأعداد الأساسية لهذه الأنواع (١١ – ١٦) أعلى من الأعداد الأساسية في الطحرز العشبية (أكثرها شيوعا ٧ و ٨ و ٩) وقد يتسرب الشك الى وجود حالة مشتقة من المتعدد المجموعي • ومن المعتقد الآن أن هذا ممكن تماما حيث قد وجدت الأعداد الأساسية ٧ و ٨ و ٩ في العائلة القشدية الاستوائية والعددان ٦ و ٧ في البقلية البدائية وهي تحت عائلة خشبية من العائلة البقلية المبيرة البدائية (ستبنز ١٩٥٠) •

ويبدو أن مغطاة البذور , في مجموعها , تتمتع اذا بشكل من التطور أحسن مايوصف به أنه شبكي وليس شجريا (متفرعا) , فقد أدى التهجين الى

المشاركة فى التوافيق الجينية , وقام التعدد المجموعى بتثبيتها وفى نفس الوقت أمن الطاقة التوالدية باعادة الحصوبة • وسيحتفظ بمناقشة التعدد المجموعى كعامل تطورى يمتد الى مابعد حدود النوع الى جزء قادم من هذا الباب , ولكن من الواضح أن تداخل خطوط التسلسل النشوئى فى مغطاة البدوريقف فى تفارق حاد مع الطوابع الجلية السلبية نسبيا التى تفصل الأجناس والعائلات فى الملكة الحيوانية حيث لم ينتشر كل من التهجين والتعدد المجموعى.

ويجب اعتبار أى استنتاجات استخلصت فيما يتعلق بالانتشار الواسع والتوزيم الجغرافي لمتعددات المجموعة بالمقارنة مم ثنائيات المجموعة ، ذات صبغة اجتهادية في الوقت الحاضر * أن لم يكن لشيء فلأن معظم البيانات المتوافرة مستمدة من فلورات المناطق المعتدلة والشمالية المعتدلة • ولم تبعث فلورات المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية الالماما ودون اتصال ١٠ الا أن العِثور على أعداد أساسية منخفضة في العائلتين الاستوائيتين ، القشدية والبقلية , قد يستلزم اعادة تقدير نسب متعددات المجموعات بين الأنواع الخشبية في مناطق شمالية أخرى • وبالاضافة الى ذلك ، فان تكوين فلورامعينه. سواء كانت النباتات الحشبية أو المعمرة أو الحولية هي السائلة فيها . قد يخضع لتحيز غير ظاهر الى أنماط التعدد المجموعي • وهكذا بين لوف و لوف (١٩٤٣) أن حناك تزايد مستمرا في نسبة متعددات المجموعة نصادفه في الفلورات المختلفة من شلسفيج _ هولشتين في المانيا الى سبيتزبرجن في الشمال • وقد استخلصت النتيجة بأن هذا برهان على الحقيقة بأن متعددات المجموعة أكثر مقاومة للبرد ولذلك فانها تكون جزءا أكبر من الفلورات الشمالية عِقارنتها بالفلورات الجنوبية · غير أن هذه النظرية الفرضية قد قوبلت بالانتقاد (جوستافسون ١٩٤٨) رئيسيا على أساس أن المناطق الشمالية تحتوي على فلورا عشبية معمرة نموذجية تتوافر في نباتات العائلات النجيلية والبردية والوردية ، في حين أن المناطق الأكثر جنوبا تحتوي على نسبة أكبر من الأنواع الخشبية والحولية • ولا يمكن استخلاص استنتاجات مشروعة فيما يتعلق بطوابع التوزيع ، الا في الحالات التي يمكن فيها مقارنة متعددات المجموعة بالثنائيات التي نشأت منها ٠

وقد قام ستبنز (١٩٥٠) بعمل هذا لما يقرب من ١٠٠ مجموعة واتضح أنه لا يمكن وضع تصميمات شاملة حيث ظهر أنه في حوالي ستين من المجموعة المائة كانت التوزيعات لمتعددات المجموعة أوسع منها للثنائية , في حين أنه في ٣٣ مجموعة شغلت بوضوح متعددات المجموعة مساحات أقل ٠

وفى ٣٣ مجبوعة , ظهر أن متعددات المجبوعة تشغل الوسط وتحيط الثنائية بها فى الحواف ، بينما تظهر ٢٨ مجبوعة المكس وفى ٢٧ مجبوعة ظهر أن متعددات المجبوعة تشغل توزيعا أكثر شمالا من توزيع الثنائية , وفى سبع مجبوعات كان التوزيع على العكس من ذلك .

على أنه يمكن استخلاص نتيجة واحدة وهي أن متعددات المجموعة تشغل مواطن مختلفة عن أقاربها الثنائية وهذه المواطن بصغة عامة مواطن فتحت من جديد لتحتلها النباتات وقد ينبى هذا بأن متعددات المجموعة تتمتع بعدى أوسع من التحمل مما يسمح لها بشغل مواطن بيئية غير متاحة لثنائيات المجموعة ولكن هذا يرتبط بالثروة التباينية التي تتوافر لثنائيات المجموعة لاسستغلالها في تكوين الطرز البيئية فمثلا تتمتع بعض الأنواع الثنائية المجموعة في الجنس روزا بمثل هذا التصنيف الدفين النابع منها ويبدو أنها تسرى وتنتشر الى نفس درجة الاتساع ونفس السرعة اللتين تنتشر بهما أقاربها ذات المجموعات المتعددة و

وهناك عدد من الأمثلة الأخرى يمكن استخدامه لتوضيع النقطة التى نشير اليها • فالنوع ، أيريس فرسيكولور (Υ i=10) , وهو نبات العلم الأزرق العادى للشمال الشرقى وهو متعدد خلطى للمجموعات مستمد من أيريس فرجينيكا صنف شريفى (Υ i=70) , وأيريس سيتوزا صنف انتريور (Υ i=70) • وأكثر ما يتوزع الأول فى الجزء الجنوبى الشرقى من (آمريكا الشمالية) بينما ينعزل الثانى فى داخل ألاسكا (شكل Γ I=10) أما ايريس فرسسيكولور فينحصر تماما داخل مسساحة تشغلها « صفحة وسكونسن الثلجية » • ويبدو من المحتمل أن التهجين بين سيتوزا وفرجينيكا اندثر سيتوزا , الذى يحتمل أنه كان ذا توزيع أوسع ، من المناطق التى بينهما واحتفظ فرجينيكا بمكانه الجنوبى بينما زحف فرسيكورور الى مناطق انكشف واحتفظ فرجينيكا بمكانه الجنوبى بينما زحف فرسيكورور الى مناطق انكشف عنها الثلج المتراجع • وعلى هذا يقع النوع المتعدد المجموعات الخلطى بين طرزيه الأبويين المحتملين ، ولكنه يتداخل فى توزيعه مع واحد فقط من النوعين •

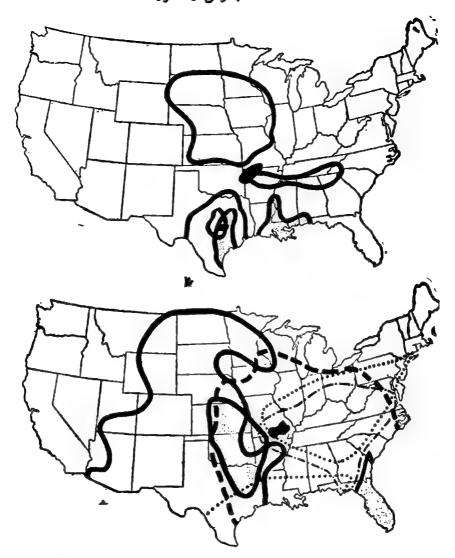
وتوضح أنواع الترادسكانتيا في أمريكا الشمالية مقدرة بعض متعلقات المجموعة على الانتشار الواسع تحت ظروف بيئية مضطربة (اندرسون وودسون 1987) . حيث تنتشر جندا ترادسكانتيا

أوكسيدانتاليس في منطقة الوسط الغربية ويرجع ذلك جزئيا الى مقدرة هذا النوع على التكاثر والانتشار على جانبي الحطوط الحديدية • وتنتشر ترادسكانتيا



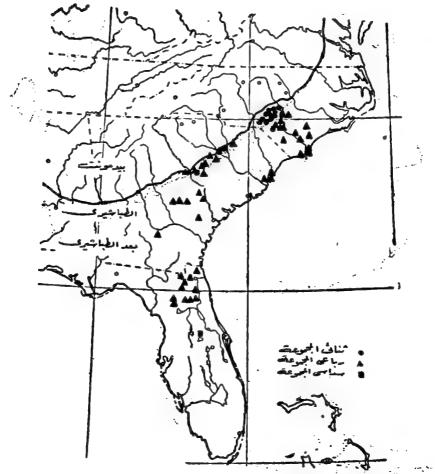
شكل ١٦ أ. ٣ : توزيع عدد من صور الإيريس وعلاقة هذه التوزيمات بأقصى امتداد ثلجي في عصر البليستوسين .

فرجينيانا بشكل مماثل وترادسكانتيا ساب آسبرا على نحو أقل ، غير أن مواطن كل منهما تختلف عن الأخرى وكذلك عن مواطن ت أوكسيدانتاليس ولكن الصور الثنائيه المجموعة تتركز رئيسيا في جنوب الولايات المتحدة وفي المناطق الهضبية في تكساس وباستثناء ت وبراكتياتا فان هذه الصور لم تظهر الا قليلا من المقدرة على الانتشار خارج الحدود (شكل ١٦ ـ ٣) .



شكل ١٦ ـ ٣ التوزيع التقريبي لأنواع الترادسكانتيا الثنائية والرباعية المجموعة في الولايات المتحدة (أعلى) الأنواع الثنائية المجموعة الحطوط المتصلة ، ت براكتياتافالفربالوسط و ت هيرسوتيكولس في الولايات الجنوبية ، وت • جيجانتيا في وسط تكساس المساحات المنقوطة ت باليودوزا في دلتا المسيسبي وت سوباكوليس في تكساس ؛ المساحات السودا ، ت ارتستيانا في الاوزاركس و ت • ادوارد زيانا في تكساس • أسفل) الأنواع الرباعية المجموعة المحلوط المتصلة ، ت أوكسيدا نتاليس ، الشرط ، ت • كاناليكيولاتا ، النقط ، ت • فرجينيانا في الشمال و ت هيرسوتيقلورا على شاطي الحليج ؛ شرطة و ت وتوليز في فلوريدا المساحات المنقوطة ت ثاربياى في الغرب الوسط و ت روزولنز في فلوريدا المساحات المنوداه ت لونجيبيس

وترادسكانتيا براكتياتا هو النوع الوحيد بين الأنواع الثمانية الثنائية المجموعة الذى قارب من حيث المركز النوع العشبى ، ويصل متوسط مدى انتشار كل منها الى حوالى ٢٠٠٠٠ ميل مربع • أما الأنواع الرباعية للجموعة التسعة فيشغل كل منها متوسطا للمدى حوالى ٢٠٠٥٠٠ ميل مربع ، ممايعطى للأنواع الرباعية المجموعة ، عند ترجمة ذلك الى قوة الانتشار ، تفوقا بنسبة حوالى ٢ : ١ • وفى الجهات التى يوجد فيها كلا الطرازين من الأفراد ، الثنائية والرباعية المجموعة ، لنفس النوع ، كما هو صحيح للنوعين ، ت • أوكسيدا نتأليس و ت • كاناليكيولاتا ، نجد أن الثنائية منها ، بمقارنتها مع الرباعية محدودة على نحو ضيق جدا فى توزيعها •



. شكل ١٦ ـ ٤ : توزيع ثلاث صور ميتولوجية من كوثبرتيا جراميني بالنسبة لجيولوجية السهل الساحل الجنوبي الأطلنطي •

وللنوع كوثبرتيا جرامينى ، وهو نوع صحراوى ينمو على التلال الرملية وقريب جدا لمجموعة ترادسكانتيا فرجينيانا ، بعض الأهمية حيث انه يختلف عن الأنواع الأخرى التى بحثت ويظهر أن له صورة رباعية المجموعة (جايلز عن الأنواع الأخرى التى بحثت ويظهر أن له صورة رباعية المجموعة (جايلز كارولينا الشمالية وهى جيولوجيا قديمة (من الحقبة الطباشيرية) وربما يمكن اعتبارها بقايا عشيرة وصلت الآن الى حالة أثرية (شكل ١٦ - ٤) ، أما المنطقة الساحلية التى يشغلها الطراز الرباعى المجموعة فأكبر جدا وتمتد رئيسيا الى الشرق والجنوب ، وهو جيولوجيا صغير العمر (من الحقبة الجليدية) ، وقد نشأ حديثا مع انحسار البحر ، ويرتبط بانتشار الطرز الرباعية المجموعة كبر حجمها وقوة نموها وتنوعها السيتولوجي ، وهذا تفارق ملحوظ مع الطرز النائية المجموعة المتجانسة والأقل في قوة الثمر ، وقد تهجن نوع متصل الترابة في الجنوب مع الصور الرباعية المجموعة ونشأ من هذا الاتحاد هجين سداسي المجموعة ،

وعلى الرغم من أن هذا لا يخرج عن أنه قليل من الأمثلة التي يمكن أن تذكر للدلالة على أن متعددات المجموعة تختلف غالبا في مواطنها وتوزيعها عن ثنائيات المجموعة التي استمدت منها • فلا يزال هناك الكثير من متعددات المجموعات موجودا على هيئة أنواع معزولة تبعد كثيرا في بعض الحالات عن أقاربها الثنائية التي تماثلها تقسيميا أو في الواقع من غير الأصول الثنائية التي انبئقت منها • وتعتبر السرخسيات القديمة , اكويسيتوم وليكوبوديوم وسيلوتوم وتميسيتريس وأوفيوجلوسوم من هذا القسم الأخير ، وربعاً تعزى مقدرتها على استمرار البقاء الى الدرجة العالية من التعدد المجموعي التي تتمتع بها • ويعتقد مانتون أن فرنات ماديرا المتعددة المجموعة قد نشأت من أصل قديم بينما يرجع التعدد المجموعي المستفيض بالجزر البريطانية في غالب الأمر قديم بينما يرجع التعدد المجموعي المستفيض بالجزر البريطانية في غالب الأمر الى تأثيرات الحقبة البلايستوسينية (الجليدية) المثيرة للاضطراب •

ومن المكن في بعض الحالات ، أن يمدنا سجل الحفريات بمعلومات عن التوزيع القديم لهذه الطرز ، وفي حالات أخرى ، حيث لا تزال كل الطرز المتعددة المجموعة والثنائية تتمتع بالوجود ولكن كلا منهما شاسع الانفصال عن الآخر ، فأنه يمكن افتراض أنهما كانا في زمن ما يشغلان المساحات التي تفصلها • وقطن الدنيا الجديدة الرباعي المجموعة ، جوسيبيوم عيرسوتم نوع مخلق أسهمت فيه الأنواع الثنائية المجموعة ، الأسيوية والأمريكية ، في

تركيبه المجموعي الحالى • وما زال موضوع كيفية اجتماعها محل جدال الآن • ولكن التحليل الكروموسومي لا يترك الا قليلا من المجال للشبك في أصل أبوته • والموقف في الأبريس ، الذي سبق وصفه ، يعتبر مثلا لتوزيع كان متصلا في زمن ما وانقطع اتصاله الآن • ونفس الشيء صحيح في أنواع البرومص في أمريكا الشمالية وأمريكا الجنوبية (أنظر ما بعده) ، وفي أنواع البايونيا في أوروبا وآسيا وفي أنواع أوريزوبسيس في أمريكا الشمالية وأوروبا (ستبنز ١٩٥٠) • ولهذا فأن العلاقات المكتشفة عن طريق المداسات الكروموسومية هي وسيلة تساعد في تحليل أنماط التوزيع في الأزمان السالفة وتربط المعلومات عن التوزيعات المتقطعة التي عرفت سابقاً فقط من دراسات بناتية جغرافيه •

التعدد المجموعي ونشوء الأنواع

كان مدلول الأجزاء السابقة من هذا الباب أن التعدد المجموعي قد لعب دورا في غاية الأهمية في نجاح مغطاة البنور بوصفها الفلورا التي تسود الميالم، وأنها قد لعبت دورا مماثلا بين الفرنات الخيطية الحوافظ البوغية وعلى الرغم من أنه لم يعد من الممكن اعادة تكوين الأحداث القديمة فانه قد يبدو أن التعدد المجموعي كان عاملا هاما أيضا في الماضي وذلك على أساس وجود أعداد عالية من التعدد المجموعي في بعض النباتات السرخسية المهينة القديمة والتي لا تزال باقية الى الآن *

وتكشف الأدلة المأخوذة من الحفريات القديمة عن أن مغطاة البنور قد مرت بأربع فورات تطورية _ في الحقبات الطباشيرية والثلاثية المتوسطة والأخيرة والجليدية والحديثة _ ومن المعتقد أن هذه الفورات نشأت عن تغيرات جوية أو غذائية شجعت التهجين والتعدد المجموعي وفي الحالات التي لا يوجد فيها في الفلورا الا بقايا من متعددات المجموعة , أو في الحالات التي توجد فيها الطرز المتعددة المجموعة والطرز الثنائية المجموعة المتصلة معها في الأسلاف في توزيع متصل , فأنه يمكن افتراض أن هذا التعدد المجموعي ذو أصل قديم النشاة و أما في الحالات التي توجد فيها الطرز المتعددة المجموعة مم الطرز المتعددة في نفس المساحة (مثلا ماديا ستريجرا

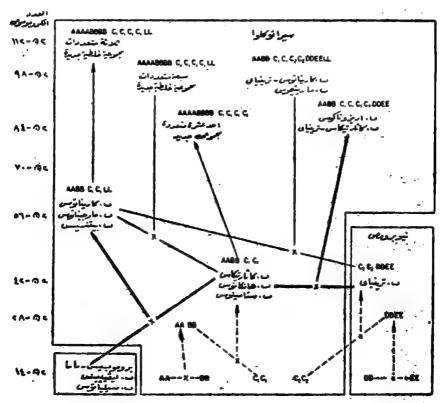
سيليس على الشاطى الغربى للولايات المتحدة (كلوسن وكك وهايزى ١٩٤٥)، فمن المحتمل أن يكون مثل هذا التعدد المجموعى ذا أصل حديث النشأة ، فمركب الأيريس السابق وصفه ، دون شك . ذو أصل بليستوسينى (جليدى) كما أن مركب الأوريزوبسيس المشبى المجزأ حاليا بين أمريكا وأوروبا يرجع الى الأزمان الثلاثية (ستبنز ١٩٤٩ أ) .

غير أنه لا يمكن اسناد التأكد الى أى مركب تطورى معين الا اذا كانت الصورة السيتولوجية كاملة, اذ يهيى التناظر الكروموسومى الأساس الحاسم للبت ومع أنه قد أمكن , بصغة أساسية , اعادة تكوين بعض الأنواع من متعددات المجموعة مثل : جاليوبسيس تتراهيت ونيكوتيانا تاباكم وجوسيبيوم ميرستوم ، فى المعمل من آبائها الثنائيه المحتملة , فانه يجدر بنا أن نفحص بالتفصيل الدراسات الكاشفة التي حلت آلغاز التاريخ الماضى لبعض المجموعات المعينة ، وبينت دور التعدد المجموعى فى نشوء الأنواع .

وبرومص جنس كبير من العائلة النجيلية , وهي عائلة تحتوي بين انواعها ٧٠ ٪ من متعددات المجموعات ٠ والبرومص منتشر خلال كل من الأمريكتين. الشمالية والجنوبية ، وكذلك في أوراسيا • وتتصل الدراسات النشوثية التسلسلية بالأنواع الأمريكية التي تقع في ثلاثة أقسام (ستبنز ١٩٤٧ , ١٩٤٩ ب ، ستبنز وطويجي ١٩٤٤ ، ستبنز وطويجي وهارلان ١٩٤٤) • وكما يدل شكل ١٦ ـ ٥ فان للتعدد المجموعي دورا كبيرا في العلاقات النشوئيــة التسلسلية فيها ، وهي حقيقة يمكن اختبارها بدراسة الهجن بين الأقسام الثلاثة والنوع برومص لافيبيس من القسم بروموبسيس هو النوع الثنائي المجموعة الوحيد الذي يعرف أنه أسهم بمجموعته في متعددات المجموعة • وهو يوجد في الجزء الغربي من أمريكا الشمالية ٠ ويمكن اقتفاء مجموعتيه (الله) بدقة بسبب كبر الحجم الشاذ للكروموسومات فيها • وتحتوى المتعددات السداسية المجموعة من القسم سيراتوكلوا (مثلا برومص كاثارتيكاس) على المجموعات A و B و C₁ وتتركز هذه الأنواع في أمريكا الجنوبية · والأنواع الثنائية التي أسهمت بهذه المجموعات غير معروفة حيث أنها أما قد فقدت واما لم تكتشف بعد وتحتوى ثمانيات المجموعة (كاريناتوس ومارجيناتوس وماريتيموس) على هذه المجموعات مضافا اليها المجموعة (L) من نوع ثنائي شبيه بالنوع لافيبيس ولكنها تتوزع غالبا في أمريكا الشمالية • والنوع برومص ترينياي نوع سداسي المجموعات يتوزع في كل من الأمريكتين وبه

المجموعة C_1 التى تشبه فى تناظرها C_1 الموجودة فى انسواع امريكا الجنوبية السداسية بالاضافة الى المجموعتين E , E

ولهذا فانه يبدو أن أعضاء مركب البرومص السداسي المجموعة التي تنتمي الى أمريكا الشمالية قد اختفت عير أن الأدلة من الحفريات تشير الى أن التهجين اللازم لتحقيق هذه العلاقات قد وقع في الحقبة البليستوسيني وأن



شكل: ١٦ ـ ٥ : لوحة تبين العلاقات النشوئية التسلسلية بين انواع جنس بروس المروفة ومنشأ متعددات المجبوعات الخلطية ، تمثل الخطوط المتقلمة العلامات الفرضية بين الأنواع المعتقد بانداذها أو عدم اكتشافها • الخطوط المزدوجة ، العلاقات التي حققت تجريبيا بين الأنواع الموجودة والمخلوط المردية ، منشأ متعددات المجبوعة الجديدة المستحدثة صناعيا •

الأنواع السداسية المجموعة قد اختفت من أمريكا الشمالية اثناء الحقبة البليستوسينية (الجليدية) و وبمكن أن يعزى هذا الاختفاء الى الظروف الجوية التي صاحبت الجليد و وما يجعل هذا الاقتراح مستساغا معرفة أن أنواع أمريكا الجنوبية السداسية المجموعة تتوام مع جو ألطف من الذي يتوافر الآن في أمريكا الشمالية أو معرفة أن الأنواع الثمانية المجموعات قد طردتها وحلت مكانها عن طريق المنافسة (ستبنز ١٩٤٧) و وانتاج عدد من متعددات المجموعات الخلطية في هذا الجنس يوضع على نحو قاطع جدا أنه من غير المكن التنبؤ بقوة أو عقم متعدد للمجموعة جديد النشأة على أساس معرفة الحسائص الأبوية (ستبنز ١٩٤٩) و كما يجب أن نستخلص أن المتعددات التي نجحت في البقاء لاتمثل الا أقلية من العدد الكلى من المحاولات التي تهيأت في الماضي و

ولا تخلو هذه الطرق المقارنة لتحديد تناظر المجموعات وأصلها من مزالق تصاحبها • فقد تفقد المجموعات في المتعددات شخصيتها عن طريق حدوث انتقالات بين أفراد الكروموسومات المنتبية الى مجموعات مختلفة مما يؤدي بالتالى الى فقد التزاوج في حين أنه على النقيض, قد يقع تزاوج بين أفراد من الكروموسومات تنتمي الى مجموعات مختلفة وبذلك تحجب ظهور اختلافها في الأصل • غير أن عقيدة التناظر ، كما تعكسه علاقات التزاوج في الانقسام الميوزي ، لا تزال تهيى • بصفة عامة ، أحسن وسيلة سيتولوجية للفصل في قرابة الأسلاف •

وفي الحالات التي يسكن فيها ربط الكشوف السيتولوجية بالبيانات الوراثية يتيسر الوصول الى تحليل لحطوط النشأة التسلسلية أكثر دقة وقد تحقق هدف بأعظم درجات النجاح في حالة قمع الحبز العادى السداسي المجموعة ، تريتيكوم آستيفوم ، وقد رمز الى المجموعات الثلاث التي تكون هذا النوع بالحرف D, B, A (سيرز ١٩٤٨) ، والاتفاق عام على أن المجموعة D مستمدة من جنس مخالف و آجيلوبس سكواروزا » ، وهو نوع عشبي صغير من الشرق الأدنى ، أما المجموعتان B, A فهما مستمدتان الما من النوع الرباعي المجموعة ت ، داى كوكويديس ، وهو نوع برى ، واما من ت ، داى كوكويديس ، وهو نوع برى ، واما من ت ، داى كوكويديس ، وهو نوع برى ، واما من ت ، داى كوكويديس ، وهو نوع برى ، والمجموعة الى حد ما ويحتمل أن تكون المجموعة A قد استمدت من ت ، مونوكوكوم أو من ت ، آجيلوبويديس ، والمجموعة B من نوع آخر ثنائي المجموعة غير معروف الآن ، وقد أنتج التلقيع بين آ ، سمكواروزا وبين المجموعة غير معروف الآن ، وقد أنتج التلقيع بين آ ، سمكواروزا وبين

ت · داى كوكويديس هجينا شبيها جدا بالنوع ت · سبلتا الذى اشتق منه ت · آستيفوم ونتج عن مضاعفة العدد الكروموسومى نبات سداسى المجبوعة خصب وهذا بدوره كان خصبا عند تلقيحه مع ت · سبلتا (ماك فادن وسيرز ١٩٤٦) · وعلى هذا فان الصفات التى تميز الأقماح السداسية المجبوعة من الأقماح الرباعية المجبوعة مستمدة من جنس مختلف · وتشير دراسات اضافية الى أن القمح الذى زرعه قاطنو البحيرة فى العصر الخرفى (النيوليثى) فى أوروبا هيأ النوع الرباعى المجبوعة الذى تهجن من آ · سكواروزا مما يدل على أن أقماح الفالجير قد نشأت بعد مولد حرفة الزراعة ·

وتدل الدراسات الوراثية المستغيضة التي أجريت على الأقماح المختلفة ومقارنة المجبوعات الثلاث ومواقع الجينات فيها الى ما بينها من مشابهات ومن متناقضات في التناظر وتسمع هذه الدراسات باسناد اسهامات كل من المجبوعات الثلاث للمجبوع الوصفي لأقماح الفالجير آلى مصدره الأصلى وتعيد تأكيد الحقيقة بأن خطوطا منفصلة للتطور وقعت على المستوى الثنائي للمجبوعة تطمس غالبا نتيجة لاتحادها واختلاطها على مستويات أعلى من النجبوعي وانه لهذا السبب في الغالب, قد استخدم تقسيميا التعدد المجبوعي وانه لهذا السبب في الغالب, قد استخدم تقسيميا المسطلاح و مركب النوع ، ليشمل مجبوعة متباينة من العسور المتصلة القرابة في

ويعتبر مركب سانيكيولا كراسيكوليس مثلا للحيرة التي تواجه المشتغل بالتقسيم والتي يمكن حلها عن طريق البحث السيتولوجي (بل ١٩٥٤) • فهو نوع واسع الانتشار , عديد الصور , على درجة عالية من المواهة البيئية ، ويتألف من رباعيات وسداسيات وثمانيات المجموعة • ومن المعتقد أن رباعيات المجموعة هي هجن ناتجة من تلقيحات بين نوعين ثنائيين س • لاسينياتا وس • هوفمانياي ، ضوعفت كروموسوماتها • وربسا نشأ السداسي من اتحاد جاميطة مختزلة بأخرى غير مختزلة من الصورة الرباعية المجموعة • بينما توجد ثمانيات المجموعة في عدة طرز • فالبعض يبدو أنه ثمانيات دائية خلطية بينما يبدو البعض الآخسر ، وهو الى حد ما آكثر تميزا مورفولوجيا ، أنه قد نشأ من تلقيح بين سداسي المجموعة ونوع ثنائي ثالث ، مورفولوجيا ، أنه قد نشأ من تلقيح بين سداسي المجموعة ونوع ثنائي ثالث ، س بايبينا تيفيدا • ويبدو أن التفضيل البيئي ليس له آية علاقة بدرجة التعدد المجموعي • ولهذا يجب افتراض أنه يعتمد على التباين الجيني آكثر منه على التعدد المجموعي بالذات • وتؤلف المكونات المختلفة رغم الاصول

المتباينة للنشأة في هذا المركب، تقسيميا نوعا واحدا واسع التباين ومع ذلك فان الأدلة السيتولوجية تبين كيف حدث ذلك عن طريق التهجين وكيف أصبح ثابتا عن طريق التعدد المجموعي و

وما سبق من تعداد الأوجه المختلفة للتعدد المجبوعي يترك سؤالا تطوريا يتطلب الاجابة عنه وهو : هل يمكن للتعدد المجبوعي أن يؤدي الى تكوين مجبوعات في الدرج التقسيمي أعلى من النوع ؟ ويبدو أن الدليسل المباشر المتوافر حاليا يقدم اجابة سلبية , حيث أن الأنواع المستمدة عن طريق التهجين والتعدد المجبوعي لا تبتعد جذريا عن أسلافها الثنائية المجبوعة سواه من الوجهة المورفولوجية أو البيئية والاعتقاد العام أن غالبية التغيرات الوراثية التي تؤدي الى التميز الى اجناس أو الى عائلات تنشأ على المستوى الثنائي للمجبوعة , وأن التعدد المجبوعي هو في الواقع عامل محافظ , ودون شك عامل التباين الجيني والتعدد المجبوعي غير المكتبل الشعب المتفارقة وبينما يقدم التباين الجيني والتعدد المجبوعي غير المكتبل امكانيات عظمي لهذا التفارق , فان التعدد المجبوعي غير المكتبل المكانيات عظمي لهذا التفارق , فان التعدد المجبوعي يقدم الثبات المستمر والبقاء للتوافيق الجينية التي تكونت بالفعل و

غير أن هناك أدلة غير مباشرة تشير الى أن وجهة النظر هذه محدودة جدا بحيث لا يصبح اعتناقها دون تحفظ • فهناك بلا شك ، كما بين ستبنز (١٩٥٠) كثير من الأنواع الحسبية نشأت فى الأزمان الأولى عن طريق التعدد المجموعي وتسلك الآن كأنواع ثنائية المجموعة • والمعتقد أن عديد المجموعات يمكن أن يتحول الى ثنائي للمجموعة عن طريق التغيرات التى تقلل تدريجا التناظر بين المجموعات الكروموسومية الموجودة • وعملية التحول هذه فى حد ذاتها ، هى عامل تطورى يميل ، مع الزمن ، الى أن يزيل تأثيرات الاستقرار الناتج من التعدد المجموعي ، ويسمع للتغير الجيني والتعدد المجموعي غير المكتمل بأن يعملا ثانية كما لو كانا على مستويات الحالة الثنائية المجموعة • واضافة هذا الى المخية بأن متعددات المجموعات غزاة لمواطن جديدة ، فان التباين والعزل الضروريين للتفارق يتوافران •

ويبدو أن القبيلة التفاحية بكاملها التابعة للعائلة الوردية قد نشأت عن طريق التعيد المجموعي • وحيث ان العدد الأساسي بها هو ١٧ فمن المحتمل جدا ـ على أسس مورفولوجية وكذلك على أسس سيتولوجية ـ أن تكون القبيلة

التفاحية من المتعددات القديمة للمجموعة التي تحولت الى الحالة الثنائية , وانها مستمدة من قبيلة سبيرويدي ($\dot{v} = 0$) من ناحية , ومن قبيلة برونويدي ($\dot{v} = 0$) من ناحية أخرى (ساكس ١٩٣١ ، ١٩٣٢ أ) • ويمكن افتراض نشأة مماثلة لكثير من أجناس العويلات الثلاثة للعائلة البقلية (سن ١٩٣٨ ، اتشيسون ١٩٤٧) , ولكن تعوق النشأة القديمة لهذه الأجناس (ربما فى العصر الطباشيري) أي بحث عن أسلافها المحتملة •

وقد يحق اذا القول بأن النجاح المباشر الذى تلاقيه المستقات العديدة المجبوعات . يكمن فى قدرتها على الاستتباب وكذلك على فتح مواطن جديدة ولكن مع مرور الأحقاب الطويلة فان اعادة ترتيب المجبوعات المنفصلة يرجع بمتعددات المجبوعة الى حالة ثنائية للمجبوعة أساسا وعلى هذا تسمح بدخول التعدد المجبوعي ثانية في مرحلة تالية من الدورة التطورية المستمرة ويقل اجتبال حدوث ذلك المرة بعد الأخرى كلما ارتفعت درجة التعدد المجبوعي ، مع اعتبار الحالة الرباعية للمجبوعات أعظم المستويات صلاحية لحدوث هذه العملية والمدرجات العالية من التعدد المجبوعي تفرض قيودا أعظم على التطور التقدي وبهذه الروح يبطى التعدد المجبوعي على نحو دائم وعنع نشوء الصور الجديدة. وعلى هذا يمكن اعتبار الأجناس سيلوتم وتعيسيتريس واوفيوجلوسم من بين الفرنات وأقاربها وكذلك تعتبر متعددات المجبوعات العالية في عائلات مثل النجيلية أجناسا راكدة تطوريا و

وفي الحالات التي كان فيها التعدد المجموعي عاملا هاما , ربما يمكن تصور تسلسل التطور على النحو التالى : الطفور الجيني ثم التغيرات الكروموسومية ثم الاتحادات الجديدة ثم التعدد المجموعي غير المكتمل ثم الانتخاب وهذا يهيي الوسائل الرئيسية لانتاج الطرز الملائمة على المستوى الثنائي للمجموعة ومن هذا الجمع الماثج من الطرز البيئية تبرز آكثر النسائل المتفارقة التي تؤدى الى تكوين مجموعات تقسيمية أعلى ولا يكون للتعدد المجموعي الذاتي ، نسبيا ، الا قليلا من الأثر على هذا المركب ، حيث لا يوجد الا قليلا من الأدلة على أن المتعددات الذاتية تختلف بقدر ملموس عن ثنائيات المجموعة التي نشأت منها وغير أنها قد تسهل التهجين وبذلك تسمح باختلاط المجموعات المختلفة التي بغير ذلك ، قد يمنغ اختلاطها على المستوى الثنائي للمجموعة بعض العوائق ولكن من التهجين والتضاعف الكروموسومي في الهجن النوعية حدث عفوى ، ولكن في الهالات التي يتوافق فيها حدوثها ، يؤدى دخول التعدد الحلطي على ولكن في الهالات التي يتوافق فيها حدوثها ، يؤدى دخول التعدد الحلطي على ولكن في الهالات التي يتوافق فيها حدوثها ، يؤدى دخول التعدد الحلطي على

المستوى الرباعي للمجموعة ، الى خلق نوع جديد مباشرة تقريباً • وهذا بالطبع على فرض مصاحبة التفارق المورفولوجي والحصوبة لهذا التغير •

وقد بينت تجارب التربية التي أجراها كلوسن وكك وهايزى (١٩٤٥) أن الهجن النوعية العقيمة لا تتحول جميعا ، عن طريق التعدد المجموعي الى صور خصبة قوية ، بل ربما تستبعد غالبيتها العظمى لعدم تلاؤمها ، ولهذا فانه اذا أريد استغلال التعدد الخلطى الى أقصى الحدود يجب أن يتوافق اجتماع ، التوفيق الجيني المناسب والتهجين والتضاعف الكروموسومي ، وتسير جميعا جنبا الى جنب ، وقد تركب فوق المستوى الرباعي للمجموعة درجات مختلفة من التعدد لتعطى حالات معقدة من التعدد المجموعي ، وقد يثبت نجاحها _ ومن أمثلة ذلك الحالات الموجودة في النجيليات _ ولكن ، على الأمد البعيد ، يحتمل أن يعاق استمرار التطور حيث ان الاتحادات الجديدة تهبط الى حد كبير كما أن اندثار الصور القريبة ستتركها في « عزلة واضحة » كما حدث في النباتات السرخسية العالية التعدد المجموعي ،

وعلى المستوى الرباعي للمجموعة , قد يمهد التحول الى الحالة الثنائية للمجموعة الوضع لبده دورة أخرى من التطور شبيهة بالتي حدثت على المستوى الثنائي للمجموعة • غير أن القيود عنا تكون أشد صرامة ، وتزداد صرامتها مع ازدياد درجة التعدد المجموعي • ونتيجة لذلك تبدو المستويات الثنائية للمجموعة والى درجة أقل ، المستويات الرباعية للمجموعة ، أنها المصادر الرئيسية للأجناس والعائلات الجديدة • وتسهم درجات التعدد المجموعي الأعلى من ذلك في زيادة عدد الأنواع فقط •

التعدد المجموعي في الحيوانات

لم يعط للآن تفسير مقنع لانتشار التعدد المجموعي وشيوعه بين النباتات، في الوقت الذي يكاد يكون غائبا تهاما بين الحيوانات ـ وبالأخص في البروتوزوا والقشريات والحشرات الغمدية الأجنحة والحرشفية الأجنحة والمستقيمة الأجنحة _ ولكنه يكاد يكون دائما مصحوبا بالتكاثر العذري (فاندل ١٩٣٨) • أما بين الحيوانات التي تتكاثر جنسيا فيكاد يكون معدوما بالرغم من الحقيقة في أن المدى بين الأعداد الكروموسومية الأحادية في بعض المجموعات المتصلة القرابة

يتسم كثيرا بدرجة تكفى أن تشمل عدة درجات من التعدد المجموعى و وهكذا فأن من الحالات المشتبه فيها أن تكون تعددا للمجموعات فى الأسماك السالمونية (ن= ٢٩ ــ ٥١) والهامستر (ن= ١١ فى نوعين من جنس كريستيس و ٢٢ فى جنس ميسوكريسيتس) وفى أبى الدقيق (ن= ١١ الى ٤٠ فى الجنس اريبيا) يعتقد هوايت (١٩٤٦) أنها أمثلة للتكسر الكروموسومى (يمكن أيضاً للكروموسومات الاضافية الثانوية أن تسهم فى تكوين سلاسل متدرجة من الأعداد الأحادية للكروموسومات) وليست سلاسل تضاعفية ناشئة من بعض الأعداد الأساسية المعينة و وتدعم هذا الرأى أيضا بيانات شريدر و هيوز ــ شريدر (١٩٥٦) على الهميبتر ثيانتا كالسياتا ، حيث العدد ولكروموسومى فيه هو ضعف العدد فى الأنواع المتصلة القرابة ولكن كميسة الكروموسومى فيه هو ضعف العدد فى الأنواع المتصلة القرابة ولكن كميسة الكروموسومى فيه هو ضعف العدد فى الأنواع المتصلة القرابة ولكن كميسة الكروموسومى فيه هو ضعف العدد فى الأنواع المتصلة القرابة ولكن كميسة

وتعرف حالتان يبدو أنهما رباعيتان للمجموعة بالرغم من أن ظروف التكاثر فيهما ليست واضحة تماما • فغى الذبابة المنشارية , ديبريون سيمايل نظام تعيين الجنس بها هو «أحادى – ثنائى المجبوعة» ويحتوى الذكر على أربعة عشر كروموسوما والأنثى على ٢٨ كروموسوما (سميت ١٩٤١) بينما تحتوى الأنواع المتصلة القرابة على ٧ للذكور و ١٤ للأنثى • وتسلك الكروموسومات الأربعة عشر فى ذكر د • سيمايل كوحدات أحادية وتمر جميعا الى قطب مفرد غير أنه فى الأنثى تتكون ١٤ وحدة ثنائية وليس هناك ما يدل على تكوين وجدات تزاوجية رباعية • ويمكن أن يدل ذلك على وجود حالة رباعية خلطية للمجموعة , ولكن وجود التكاثر العذرى فى كل من الصور الثنائية المجموعة والرباعية المجموعة يجعل مركز التعدد المجموعى كعامل تطورى , فى موضع بحوطه الشك •

وقد أبلغ شريدر (١٩٢٩) أيضا عن حالة شاذة للتعدد المجموعي في الكوكسيد ، جوسيباريا اسبوريا ، حيث توجد أربع مجموعات أحادية من الكروموسومات في الذكر ولكن اثنين منها تبدوان مختلفتي البكنوزية والأخريين عاديتان • وعلى هذا فان الحالة خارجة عن المعتاد ومن العسير تقديرها •

وقد فسر مولر (١٩٢٥) غياب التعدد المجموعى فى الكائنات التى تتكاثر جنسيا على أنه يرجع الى الاضطراب الذى يحدثه التعدد المجموعى فى الحالات التى فى انعزال عوامل الجنس ومن الواضع أن هذا صحيح فى الحالات التى

يكون الجنس فيها نتيجة توازن بين كروموسومات X والاتوسومات فغى المدوسوفلا ميلانو جاستر مثلا كانت الأفراد الثلاثية المجموعة أو الثلاثية للكروموسوم X , اما اناثا واما بينية الجنس ولم تكن أبدا ذكورا عاملة وحصلنا علم تأكيد هذه النظرية من الموسات (الحزازية) الثنائية المسكن ومن بعض مغطاة البذور الثنائية المسكن و

على أن الموقف في نبات الميلاندريوم دايويكوم يدل على أن الحالة الثنائية المسكن والتعدد المجموعي ليسا متنافرين على أساس أن الكروموسوم لا مثله كمثل الكروموسوم لا عامل في تعيين الجنس على نحو يكون فيه الكروموسوم لا أقوى في كفايته عن الكروموسوم لا فالافراد الرباعية المجموعة ذات التركيب XXXX انات في حين أن الأفراد ذات التركيب XXXX و XXXX و لا كابوين نسلا من الجنسين بأعداد متساوية بانتظام و أما الذكور لا XXXX و لا كل ل كل كروموسومات الأربعة كان في أزواج و الاكزولتول في الحيواذات ، هو الكائن الوحيد الذي يعرف فيه أن للكروموسوم التطبيق و لا كل المنصية عامة التطبيق و الكائن المعسل نظرية مولر الفرضية عامة التطبيق و الكائن الوحيد الذي يعرف فيه أن الفرضية عامة التطبيق و الكائن المعسل نظرية مولر الفرضية عامة التطبيق و الكلوموسوم الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم التولية و الكلوموسوم التطبيق و الكلوموسوم التولية التولية و الكلوموسوم التولية و الكلوموسوم التولية التولية و التولية و الكلوموسوم التولية التولية التولية و التولية التولية التولية و التولية التولية التولية و التولية الت

المباسب السابع عشر

التكاثر الأبيمكتى والتكاثر العذري

التطور من أعظم الحصائص المميزة للعالم العضوى ويقبع أساسه في تباين نظامه الوراثي والقوة الانتخابية للبيئة ولذلك فان سسبل التغير التطورى التي يمكن استكشافها بنجاح تقتصر فقط على البيئة المادية التي يعيش فيها الكائن وعلى التغيرات التي يمكن أن ينتهى اليها نظامه الوراثي وتؤلف الطفرات الجينية المصدر الرئيسي للتغير مع مساعدة التوافيق والاتحادات الجينية الجديدة والتغيرات الكروموسومية والتهجين والتعدد المجموعي المكتمل وغير المكتمل على الأوجه التي تم وصفها و

ولا يمكن أن يكون هناك شك في أن التكاثر الجنسي هو احدى المعامات الأساسية في النظام الآلي للتطور ، فهو كما يبين الواقع يسمع باتحاد جاميطات مختلفة وراثيا ومكذا تقدم للبيئة تراكيب جينية متنوعة يجرى عليها الانتخاب الطبيعي ويدل التعدد المتزن للمظاهر الذي يوجد في أنواع الدروسوفلا على دقة حساسية التوافيق بين التركيب الجيني والبيئة غير أن كثيرا من الكائنات قد عزفت ، جزئيا أو كليا ، عن التكاثر الجنسي الى التكاثر اللاجنسي – وليس المقصود هنا أن يشمل هذا صور الحياة التي لم تصل في تطورها بعد الى مستوى التكاثر الجنسي – وهذه الصور كما يبدو قد ضحت بسلوكها هذا بالمرونة الوراثية اللازمة لاستمرار التغيير التطوري وذلك بانسحابها من المجتمع الجنسي واحتفاظها ، دون تغير ، بتراكيب جينية معينة من التي تتمتع بمزايا مباشرة للبقاء في الحياة و

ويمكن ببساطة جمع الطرز المختلفة للتكاثر اللاجنسى التى تعوض عن التكاثر الجنسى ، بل تحل محله فى كثير من الحالات ، تحت المسطلع و التكاثر الآبومكتى (البديلي للاخصاب) ، • أما التكاثر العذرى (البكرى) الذى يعرف بأنه تكوين فرد جديد من بيضة دون اخصاب فهو ليس الا وجها من

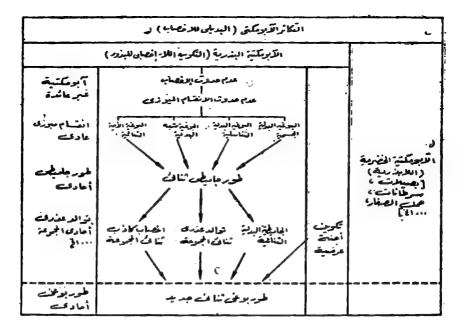
وجوه السلوك الآبومكتي (البديلي للاخصاب) وقد بحث ستبنز (١٩٤١ . ١٩٥٠) وفاجرلند (١٩٤٨) وجوستافسون (١٩٤٦ و ١٩٤٧) و ب ١٩٤٨) ونيجرين (١٩٥٥) باستفاضة كلا من التكاثر الآبومكتي والتكاثر العسدري في المملكة النباتية كما بحثهما هوايت (١٩٥٥) وسوامالينين (١٩٥٠) في المملكة الحيوانية .

فغى التكاثر الجنسى الطبيعى تعوض عملية الاخصاب اختزال العدد الكروموسومى الذى ينتج عن الانقسام الميوزى وينتهى بتكوين الجاميطات الأحادية المجموعة ولهذا فان تبادل الطوارين الأحادى والثنائى المجموعة الحية ضرورية في الكائنات الجنسية وعلى ذلك لابد من أن تحتوى الدورة الابومكتية أو العذرية العاملة على بديل مناسب لكل من الانقسام الميوزى والاخصاب وأن يكون كل من هذين البديلين متوافقا مع الآخر ويمكن بحث الكيفية التي يتحقق بها ذلك عن طريق دراسة العمليات المختلفة التي تحدث في كل من النباتات والحيوانات و

التكاثر الآبومكتي (البديلي للإخصاب) في النباتات

يعتبر بناء وتكوين النباتات أبسط نسبيا عند مقارنته ببناء وتركيب الحيوانات • كما أن مقدرة النبات على انتاج فرد كامل من بعض أجزائه _ كاستعمال الساق أو الجذر أو العقل الورقية للتكاثر _ توفر وسيلة اضافية للتكاثر اللاجنسي لا تتهيأ عادة لأى من الحيوانات فيما عدا أكثرها أولية مثل الاسفنجيات أو بعض الجوفمعويات المينة أو بعض الديدان المفلطحة • ولهذا فان التكاثر الآبومكتي له طرازان رئيسيان : التكاثر الخضرى والتكوين اللا اخصابي للبذور (الآبومكتية البذرية) (شكل ١٧ _ ١) •

والتكاثر الخضرى موجود فى أنواع نباتية كثيرة كعملية اضافية للتكاثر الى جانب التكوين الطبيعى للبنور عن طريق الوسائل الجنسية ولكن ستبنز أشار الى أن هذا الطراز من التكاثر اللاجنسى لا يعتبر عادة من صور التكاثر الآبومكتى (البديل للاخصاب) الا اذا كان هو الوسيلة الوحيدة للتكاثر وعلى ذلك لا يمكن اعتبار الشليك من النباتات الآبومكتية (ذات التكاثر البديل للاخصاب) لمجرد أنه يعطى أفراد جديدة عن طريق تكوين ونمو المدادات حيث ان الانقسام الميوزى والاخصاب وتكوين البذور ما زالت عمليات تأخذ مجواها العادى فى هذا النبات *



همكل ١٧ ــ ١ : تبديل تخطيطى للعلاقات بين الانظمة المختلفة للتكاثر الابومكتى (البديل للاخصاب) •

ولكن يعتبر نبات و الوديا كانادنسيس و من النباتات ذات التكاثر الآبومكتى الاختيارى حيث ان وسيلته الوحيدة للتكاثر عند خطوط العرض الشمالية هي التكاثر اللاجنسي والخضرى بينما يمكنه في ظروف آكثر دفئا أن يزهر وأن يعطى ثمارا بحالة طبيعية ، في نفس الوقت الذي يمكنه أيضا أن يتكاثر خضريا و الا أننا نجد أن النباتات ذات التكاثر الخضرى البديلي للاخصاب (الآبومكتية الخضريه اللابذرية) الأخرى ، وقد تحولت رؤوسها الزهرية الى مصدر لعضيات خضرية تحل أساسا محل الازهار و وتتمتع بعض أنواع الآليوم البرية بمثل هذا النظام من التكاثر ويمكن أن يعزى نجاحها كأنواع غازية ، غالبا الى قدرتها على انتاج صغار لها على نفس النبات في أعداد كبيرة ومناك عدد من الانواع من ذات الفلقتين ومناك عدد من النباتات ، ولكن بينما نجد البعض منها آبومكتي جبرى تماما أو تقريبا كذلك ، بمعنى أن هذه هي وسيلتها الوحيدة في التكاثر ، فان البعض تقريبا كذلك ، بمعنى أن هذه هي وسيلتها الوحيدة في التكاثر ، فان البعض الأخر قد يزهر أحيانا ويعطى بذورا عن طريق العمليات الطبيعية و

غير أن كلوسن (١٩٥٤) يعتبر أنه لا يوجد الا عدد قليل جدا من الأنواع النباتية الاجبارية الآبومكتية · ويؤكد أن التوازن بين الأبومكتية والجنسية دقيق حساس محكوم بالترتيب الجينى والبيئة · ويبدو أنه يحتفظ بالتوازن عن طريق تفارق زمنى يرجح تحت بعض الظروف التكوين المبكر للجنين الآبومكتى ، ويرجح تحت ظروف أخرى تكوين الجنين الجنين الجنين الجنين الجنين الجنين الجنين الجنين الجنين المجنين المجنين المهنين الم

ويتم انتاج البذور الآبومكتية بمختلف الوسائل , ويطلق عليها جملة المصطلح والتكوين اللااخصابي للبذرة ، فغي أحد الطرز وهو و تكوين الأجنة العرضية ، تلغى المرحلة العادية للطور الجاميطي من دورة التكوين وينشأ الجنين المتكون من احدى خلايا النسيج البوغي الثنائي للبويضة ، وقد تكون هذه الخلية من النيوسيئة أو من غلاف البذرة مما ينتج عنه أن تكون الوراثة أمية حتما , حيث ان النسل يكون تماما بنفس الطابع الكروموسومي والتركيب الجيني للأم ، ويعتبر الجنس و سترس » (الموالج) مثلا لاحدى الصور التي تتكاثر بهذه الوسيلة ، وقد أشار ستبنز الى أن هذه الظاهرة , لأسباب غير معروفة , أكثر ماتتميز بها الأنواع المتوطنة في الأجواء الدافئة ،

وقد احتفظ گثیر من الأنواع الآبومكتیة بما یشابه تبادل الأطواد (البوغی الجامیطی – البوغی) ولكن مع حذف الانقسام المیوزی والاخصاب كخطوتین عاملتین فی عملیة تكوین الجنین و پیشار الی هذا الطراز « بالآبومكتیة ذات الطور الجامیطی» حیث یتكون فیه طور جامیطی ویستعمل فی تكوینه اما خلایا جسمیة واما خلایا بوغیة آمیة والاخیرة هی الحلایا التی یجری بها فی الظروف العادیة الانقسام المیوزی الاختزالی لتكوین كیس جنینی أحادی المجموعة و أما اذا تضمنت العملیة خلایا جسمیة « البوغیة البدلیة (آبوسبوری) » فان هذه الحلایا تكون عادة من أصل نیوسیلی أو غلافی ویتكون منها مباشرة عن طریق المنائی تكون عادة من النقسامات الحلویة كیس جنینی ثنائی المجموعة و ولا تعرف طبیعة التنبیه (التحفیز) الذی یتسبب فی هذه النشأة و أما اذا كانت الحلایا من أصل بوغی أمی « البوغیة الأمیة الثنائیة (دییلوسوری) » فان العملیات المیوزیة تكون غائبة أو غیر مجدیة وبذلك فان تكوین طور جامیطی ثنائی المجموعة یبقی و

وتتفاوت تماما الطرق التي يمكن بها تحاشى نتائج الانقسام الميوزي ولكن النتيجة أساسا واحدة • فبمجرد تكوين الكيس الجنيني بمحتواه المعتاد

من النويات قد ينشأ الجنين عن طريق الانقسام الخلوى من خلية البيضة و تكاثر عنرى ، أو من احدى الخلايا الأخرى الباقية في الكيس الجنيني و الجلميطية البدلية (آبوجامتي) ، والتكاثر الصدرى أكثر هذه الطرق شيوعا في تكوين الجنين في النباتات المغطاة البدور ، كما أن الجاميطية البدلية (آبوجامتي) هي أكثرها شيوعا في الفرنات (على أنه في هذه الحالة تكون هذه الحلية هي احدى الخلايا الأركيجونية وليست خلية من خلايا الكيس الجنيني) وكقاعدة عامة نجد أن هذه النباتات الآبومكتية «كاذبة الاخصاب» حيث ان تكوين الجنين لا يبدأ الا اذا حدث التلقيع ويختلف دور التلقيع في الصور المختلفة ففي و آليوم أودوروم ، مثلا قد تبدأ خلية البيضة الانقسام قبل التلقيع ولكن لا يتبع ذلك تكوين الاندوسبرم الا بعد اتحاد النواة الاسبرمية بنواة ولكن لا يتبع ذلك تكوين الاندوسبرم الا بعد اتحاد النواة الاسبرمية بنواة ورانانكيولس (الشقيق) ، من جهة أخرى نجد أن اخصاب الاندوسبرم ليس من الظواهر الضرورية فقد يبدأ تكوين كل من الجنين والاندوسبرم قبل من الظواهر الضرورية فقد يبدأ تكوين كل من الجنين والاندوسبرم قبل ان تتفتع الزهرة أو أن يكون الميسم مستعدا لاستقبال حبوب اللقاح و النات تتفتع الزهرة أو أن يكون الميسم مستعدا لاستقبال حبوب اللقاح و النات تنفيص اللغاء و النات اللها المناه و اللهاء و النات و اللهاء اللهاء اللهاء الهاء اللهاء و اللهاء الهاء اللهاء الهاء اللهاء الهاء اللهاء اللهاء اللهاء اللهاء اللهاء اللهاء الهاء اللهاء اللهاء اللهاء

وتتفاوت طبيعة الاضطرابات الميوزية في الأنواع الآبومكتية ، وقد توجد في الخلايا الأمية للأبواغ الصغيرة وكذلك في الخلايا الأمية للأبواغ الكبيرة وقد يضمحل النسيج البوغي المولد أو قد يفتقر الانقسام الميوزي الى التزاوج الكروموسومي ويقارب في طبيعته ما يشبه الانقسام الميتوزي أو قد يكون هناك بعض الاضطرابات الأخرى التي تتداخل مع التوافق الزمني للخطوات التي تؤلف في مجموعها العملية الميوزية و وفي بعض الأنواع قد تجرى المصليات الجنسية والآبومكتية جنبا الى جنب في نفس المبيض أو في نفس المسليات الجنسية والآبومكتية جنبا الى جنب في نفس المبيض أو في نفس المبيض أو في نفس المبينة) وفي أنواع أخرى قد تكون عملية تكوين الأبواغ الصغيرة طبيعية المبينية عبر طبيعية في أساسها ، بينما تكون عملية تكوين الأبواغ الكبيرة غير طبيعية في أساسها ، بينما تكون عملية تكوين الأبواغ الكبيرة غير طبيعية في النوع القريب و ك كاليبيا ، (نيجرن ١٩٤٦) ويعطى جدول ١٧ – ١ في النوع القريب و ك كاليبيا ، (نيجرن ١٩٤٦) ويعطى جدول ١٧ – ١ في النواع تظهر طرزا مختلفة من التكاثر الآبومكتي .

جدول ۱۷ ـ ۱ طرز من التكاثر الآبومكتي في منطاة البذور والسرخسيات مع أجناس ممثلة لكل منها ٠ عن ستبنز (١٩٤١ و ١٩٥٠) ومانتون (١٩٥٢)

طراز التكاثر الآبومكتى	طراز التكاثر الآبومكتى
فستوكا , بوا , دسكامبسيا , آليوم ,	۱ ــ التكاثر الآبومكتى الخضرى
بولیجونوم ، ساکسیفروجا ، آجاف • سـترس ، یوفوربیا ، اوکنا ، اوبنتیا ، هوستا ، آلیوم سبیراتیس ، مانجیفرا •	٢ ــ الأجنــة العرضـــية
درايوبتريس ، سيرتوميوم ، بتريس اسبيلنيوم ، وبليامن بين الفرنات ، وبوتنتيلا روباص ، بوا ، مالاص ، سورباص،	۲ ـ أيوسبورى (البوغية البدلية الجسمية)
هیراسیوم ، کریباص من بین مفطاة البذور · هیراسیوم ، تاراکساکوم ، انتشاریا ، کالاماجروستس ، کوندریللا ، آریجیرون ·	 ٤ ـ ديبلوسبورى ٦ البوغيــة الأمية الثنائية) ٠

وباجراء احصاء للانواع الآبومكتية يتضح أن الأغلبية العظمى منها خات نشأة هجينية ومتعددة المجموعات • غير أن ما يتوافر لنا الآن من أدلة يشير الى أن أيا من التهجين أو التعدد المجموعي لا يمكن أن يحدث الحالة الآبومكتية مباشرة ولو أن كليهما قد يسهم في اظهارها بمعنى أنهما قد يساعدان في احداث الظروف التي تشجع على ظهورها • والواقع أن التكاثر الآبومكتي قد يختفي في الهجن نفسها ليظهر ثانية في الانعزالات التالية (جوستافسون 192۲) •

وتشير تجارب التربية الى وجود أساس وراثى للتكاثر الآبومكتى • لتلقيح بين النوع و آليوم كاريناتم و الشديد الآبومكتية والذى تحل فيه البصيلات محل الأزهار وبين النوع الجنسى و اليوم بولتشيلوم ويبين أن ظهور الآبومكتية يحكمه جين واحد سائد • ولكن يبهو من ناحية أخرى أن هذه الحالة استثنائية حيث قد دلت تجارب مستفيضة أخرى وأجريت فى أجناس بارئينيوم وبوا وبوتنتيللا على أن التكاثر الجنسى بوجه عام سائد على التكاثر الآبومكتى وأن السلوك الآبومكتى محكوم رئيسيا بتوازن بين سلسلة من العوامل الوراثية • وعلى هذا فان النسل الهجين الناتج من تلقيح بين نوع جنسى عالى التعدد المجموعى وبين نوع آبومكتى منخفض التعدد المجموعى يكون دامًا تقريبا جنسيا

في سلوكه التكاثري • وقد وجد نفس الحال عندما لقحت أفراد ثنائية المجموعة جنسية وآبومكتية كل منها بالآخر • غير أنه عند تلقيح صور آبومكتية عالية التعدد المجموعي مع صور جنسية منخفضة التعدد المجموعي ، فأن النسل بصفة عامة كان آبومكتيا • وتشير هذه النتائج الى وجود كثير من الجينات المتنحية في الصور التي استتب فيها التكاثر الآبومكتي ، وأن التنسيق بين عمل كل منها ضروري للتعبير الكامل للحالة الآبومكتية •

وتوضيع الظهروف الوراثية الموجودة في نبات الجهوايولي (بارثينيوم ارجنتاتم) هذه النقطة (باورز ١٩٤٥) ، فمعظم الصور العديدة المجموعة من الجوايولي آبومكتية في حين أن الصور الثنائية المجموعة جنسية التكاثر • غير أنه يوجد أحيانا بعض متعددات المجموعة جنسية أيضا • وقد بينت تجارب التربية أنه توجد ثلاثة أزواج من الجينات تحدد السلوك الوراثي للنباتات المفردة, فهناك جن متنع (a) يؤدى عند وجوده في الحالة الأصيلة الى تكوين بيضات غير مختزلة ، وجين آخر (b) يمنع الاخصاب ، وثالث (c) يجعل البيضات تبدأ نموحا دون اخصاب . فالنباتات التي بالتكوين الوراثي aa BB CC تكون بيضات غير مختزله ولكن لا يمكن لهذه أن تنمو آبومكتيا , فالاخصاب ضروري في هذه الحالة ويتسبب عند حدوثه في ارتفاع درجة التعدد المجبوعي ٠ والنباتات التي بالتركيب AA bb CC تعطى بيضات مختزلة ولكن لا تتكون أجنة بسبب امتناع حدوث الاخصاب · أما التي بالتركيب الجيني AA BB cc فهی ذات سلوك جنسی عادی حیث ان cc لیس لهما تأثیر فی وجود A و B لأن البيضات تكون مختزلة والاخصاب يتم • فالنباتات الآبومكتية التكاثر هي فقط التي تكون بالتركيب الوراثي aa bb cc وعلى ذلك فان عشيرة مكونة من تراكيب جينية مختلطة لابد أن يحدث بها الانعزال • ومن المكن أن تعطى نباتات جنسية تماما نسلا أبومكتي التكاثر ٠ كما أن التعدد المجموعي سيعمل مع تزايد درجاته على تقوية الأساس الوراثي الذي يحكم التكاثر الآبومكتي •

ويبدو أن التحكم الوراثى فى التكاثر الآبومكتى فى جنسى بوا وبوتنتيلا أكثر تعقيدا منه فى جنس بارثينيوم حيث لاتقع انعزالات مميزة وحيدة العامل فاذا عرف أن التعبير الكامل للحالة الآبومكتية الجبرية يتضمن العمل المتناسق لعدة ظاهرات ليس من الضرورى أن تكون مرتبطة النشأة ـ مثلا ، كبت الانقسام الميوزى فى المتك أو المبايض أو فيهما معا أو كبت الاخصاب أو تنبيه البيضة أو الاندوسبرم لبده التكوين ـ فليس هناك داع للدهشة فى أن يكون للتكاثر

الآبومكتى أساس وراثى عديد الجينات المتنحية ، باستثناء الحالات المتناهية البساطة • وكذلك فان العوامل السائدة التي تحدث هذه التأثيرات تكون ضارة الا اذا نشأت جميعها في نفس الوقت لارساء التكاثر الآبومكتى فجأة • أما اذا كانت هذه العوامل متنحية فانه يمكنها البقاء في العشيرة دون ضرر الى أن تتجمع ويظهر التركيب الجينى المتنحى المناسب •

وقد قام كل من ستبنز وجوستافسون بتقييم علاقة التهجين والتعدد المجموعي بظاهرة الآبومكتية • ويبدو أن التهجين بيشجم التكاثر الآبومكتي بطريق غير مباشر من ناحيتين • فمن الناحية الأولى يعتبر التهجين أعظم الطرق المرضية لجمم الطرز الجينية المتباينه التي قد تحوى عن طريق المصادفة التوفيق المناسب من العوامل التي تؤسس التوالد الآبومكتي • ولا بد أن يكون تحقيق ذلك من أعمال المصادفة حيث أن عديدا من التلفيحات بين الأنواع الشديدة القرابة لصور أخرى آبومكتية لم تنتج مطلقا حجنا آبومكتية , وبذلك لم تترك الا قليلا من الشك في أن التهجين لم يكن الا وسيلة الى غاية وليس سببا مباشرا في ايجاد الآبومكتية . ويقترح ستبنز أيضا أن تأثيرات قوة الهجين التي توجد عادة في الهجن تسمع لها بامتداد نطاق مواطنها البيئية الى مدى أوسم من القائم للأنواع الأبوية ، وأن التكاثر الآبومكتي يميل الى الاحتفاظ بمثل هذه التراكيب الجينية المواثمة عن طريق الوراثة الأمية • وعلى هذا يكون التكاثر الآبومكتي الاختياري وسيلة تسمح من ناحية بانتاج واسم النطاق لبذور متماثلة في التركيب الجيني بينما هو من ناحية أخرى يحتفظ بمستودع من التباين الكامن الذي يمكن اطلاقه فيما بعد عن طريق التكوين الجنسي للبذور (كلوسنن ١٩٥٤) •

وما نعرفه من أن الأجناس التي تحوى أنواعا ثنائية المجموعة وأنواعا عديدة المجموعة قد يظهر بها أن الأولى جنسية التكاثر والثانية آبومكتية ، قد يشير الى أن التعدد المجموعي مسئول مباشرة عن الحالة الآبومكتية ، الا أن المدى الكامل لطيف الأحداث الآبومكتية معروف بين الأنواع الثنائية كمعرفتنا له بين الأنواع العديدة المجموعة مما يدل على أنه لا يمكن اعتبار التعدد المجموعي في ذاته مسئولا عن هذه الحالة والى جانب هذا فان كثيرا من سلاسل متعددات المجموعات من النباتات ، سواء منها الطبيعية الوجود أو المستحدثة صناعيا ، تحتفظ بطبيعتها الجنسية على جميع مستويات التعدد المجموعي ، وتعتبر دليلا ضد الرأى القائل بوجود تأثيرات عباشرة للتعدد المجموعي ،

ويتطلب انتشار التعدد المجموعي في الأنواع الآبومكتية ـ وهذا صحيع في الفرنات وكذلك في مغطاة البذور (مانتون ١٩٥٢) ـ تفسيرا ، وأكثر الاستخلاصات قبولا هو الذي قدمه جوستافسون الذي يدفع بأنه بينما يمكن استحداث التكاثر الآبومكتي على المستوى الثنائي للمجموعة اذا تهيأت التوافيق الجينية المناسبة فان تأثير هذه الجينات يكون أقوى على المستوى العديد المجموعات منه على المستوى الثنائي لها · ونجد في تجارب التربية ما يؤيد هذا الرأى ، ففي بوتنتيلا وبوا نجد أن التلقيحات بين الأنواع الثنائية المجموعة أو ذات الأعداد الكروموستومية المنخفضة ، والتي ينتشر بها التكاثر الآبومكتي فو ذات الأعداد الكروموستومية المنخفضة ، والتي ينتشر بها التكاثر الآبومكتي نسبة كبيرة من الأفراد الجنسية التكاثر ، في حين أنه من الجهة الأخرى تعطى نسبة كبيرة من الأفراد الجنسية التكاثر ، في حين أنه من الجهة الأخرى تعطى التلقيحات بين الصور الآبومكتية المتعدة المجموعات نسبلا معظم أفراده أبومكتية التكاثر ، ومع ذلك فهناك خطر عند التوسع في تطبيع قاعدة أبومكتية التراسون هذه ، اذ أن هناك كثيرا من سلاسل متعددات المجموعات في حين الفرنات ومغطاة البذور لا يمكن تفسير حالاتها على هذا النحو ،

ولذلك فاته يبدو أن التهجين والتعدد المجموعي مرتبطان ارتباطا وثيقا ويسيران معا وفي نفس الوقت مع التكاثر الآبومكتي ولكن العلاقات بينها لم تتكشف بوضوح ولم تفهم بعد • وانه لمن المحتمل أن التعدد المجموعي يزحزح التفارق الزمني بين التكوين الآبومكتي للبذرة وبين التكوين الجنسي لها في الاتجاء الآبومكتي • ولكن هذا يفتقر الى اثبات •

ويشكل التكاثر الآبومكتى من وجهة النظر التطورية مشكلة معقدة بالغة الصعوبة ومع ميل التهجين والتعدد المجموعي والتكاثر الآبومكتي جميعا الى اضغاء الفموض وخلط الفروق الواضحة التي تقوم بين الأنواع فان علماء التقسيم يواجهون مشكلة تكاد تكون غير قابلة للحل الاحيث تتوافر بيانات سيتولوجية تساعد على حلها • وهذا على وجه خاص صحيح لأن الأنواع الآبومكتية ، رغم شيوع الوراثة الأمية بها ، عديدة المظاهر الى درجة كبيرة بسبب نجاح التكاثر الجنسي به من وقت لآخر • وكثير من الأفراد الناتجة من التكاثر الجنسي ضعيف (كلوسن ١٩٥٤) • ولكن كل ناشز صغير بالرغم مما يستند اليه من محتوى جيئي أوكروموسومي شاذ فانه يمتلك الامكانيات اللازمة للاحتفاظ ببقائه الأمر الذي يؤدى الى تكوين ما يعرف بالمركبات اللاتزاوجية وتوجد هذه المركبات في أجناس مشل كريباص وتاراكساكم وهيراسيوم

وروباص وبوتنتيلا وبوا وبارثينيوم وجميعها معروفة بأنها من المجمسوعات الصعبة في تقسيمها •

ويمكن دراسة تكوين ومنشأ المركبات اللاتزاوجية أحسن دراسة في الأنواع الأمريكية الشمالية لجنس السكريباص (بابكوك وستبنز ١٩٣٨ وستبنز وبابكوك ١٩٣٩ وبابكوك ١٩٤٧ و ستبنز ١٩٥٠) والعدد الأساسي للكروموسومات في هذه الأنواع وعددها ثمانية هو ١١ (٢ ن = ٢٢) ويمكن اعتبارها من الصور التي تتكاثر جنسيا والتي يحتمل أن تكون قد نشأت قديما كمتعددات خلطية المجموعات من أنواع أسيوية بالعددين ٤ و ٧ كعدد أساسي للكروموسومات و ويتلخص سلوكها الحاضر في أنها تتكاثر طبيعيا كأنواع جنسية ثنائية المجموعة وقد أعطت جميعا باستثناء ك ونسيناتا , سلاسل من الصور الآبومكتية المتعددة المجموعات ذات أعداد ٢ ن = ٣٣ و ٤٤ و ٥٥ و ٠٠٠٠ و ٨٨ وكما هو مبين في شكل ١٧ ـ ٢ نجد أن توزيع الأنواع السبعة الثنائية , فيما عدا ك • آكيوميناتا (المساحة رقم ١ في الشكل ١٧ ـ ٢) محدود تهاما اذا ما قورن بتوزيع الصور المتعددة المجموعات • هذا الى أن الصور الثنائية تختلف كل منها عن الأخرى مورفولوجيا وبيئيا فلا يوجد نوعان منها جنبا الى جنب في نفس الموطن البيئي •

أما الصور الآبومكتية المتعددة المجموعات فهى فى الناحية الأخرى تظهر جميع الدرجات من التباين المورفولوجى والتفضيل البيئى ، دون حيازتها أى صفات جديدة تميزها عن الصور الثنائية المجموعة ، ولذلك يبدو أن مركب الصور المتعددة المجموعات يتكون من أفراد تجمع خصائص الصور المختلفة الثنائية المجموعة وهى توافيق تنشأ عن التهجين بين الأنواع وعن كلا ضربى التعدد المجموعي الذاتي والخلطي ، ففي نفس الوقت الذي يبدو أن بعض متعددات المجموعات مجرد اصدارات أكبر من صور ثنائية معينة ، ويمكن أن نخص التعدد المجموعي الذاتي كتفسير لنشأتها ، فاننا مع ذلك نجد أن البعض نخص التعدد المجموعي الذاتي كتفسير لنشأتها ، فاننا مع ذلك نجد أن البعض الآخر قد نشأ نتيجة التهجين متبوعا بالتعدد المجموعي ، وتدل بعض توافيق للصفات الموجودة في الصور الثنائية على أن أكثر من اثنين منها قد أسهمت الى بعض الأفراد بجينات منها ، كما أن بعض النباتات يعطى أحيانا نسلا عن طريق التكاثر الجنسي وتهييء بذلك وسيلة لاستمرار الانعزال والتهجين ، ويستمر هذان الحدثان الأخيران في تموين التعدد المظهري في المركب بينما ويومن التكاثر الآبومكتي استمرار يقاء أية سلالة متواثمة بيئيا ،



شكل ١٧ ــ ٢ : مساحات توزيع الصور الجنسية الثنائية المجموعة من الكريباص في غرب أمريكا الشمالية ومساحات توزيع الصور الآبومكتية المديدة المجموعات المشتقة منها •

ومن الوجهة انتركيبية يتركز المركب اللاتزاوجي لجنس الكريباص على سبع دعائم هي الأنواع الثنائية السبعة الميزة • أما من حيث عدد الأفراد فان الأنواع السبعة لا تؤلف الا جزءا صغيرا من المجموع الكلي للعشيرة • ويرجع أصل نشأة الكيان المديد المنتشر والملييء بالغموض تقسيميا الى التهجين والتعدد المجموعي مع وجود الآبومكتية التي تسمع بالتكاثر المتصل لكل من الصور الخصبة والعقيمة على السواء • كما يسمع تكوين البنور الجنسية من وقت لآخر بانعزال واعادة اتحاد الجينات ليزيد من اتساع التعدد المستفيض للمظاهر • وقد تعدت الصور الآبومكتية العديدة المجموعات في انتشارها المدى المحدود وقد تعمت الصور الآبومكتية العديدة المجموعات في انتشارها المدى المدود تتمتع به نتيجة لمجموعة وذلك بسبب التحمل الايكولوجي الواسع المدى الذي تتمتع به نتيجة لمجموعة من الخصائص الفسيولوجية الموجودة في الصور الثنائية ومع ذلك فان كل صورة آبومكتية تميل الى تكوين مستعمرة خاصة مؤلفة من أفسراد طستعمرات المجاورة • ومع حدوث من أفسراد صنوية تختلف عن أفسراد المستعمرات المجاورة • ومع حدوث

التلقيع الخلطى بين الصور الجنسية التى تنشأ من وقت لآخر تنبثق فورات جديدة من التباين وكقاعدة تعتبر الحالة الوراثية الخليطة من خصائص الصور الآبومكتية المديدة المجموعة •

والطابع التطورى الموجود في المركب اللاتزاوجي لجنس الكريباص نصادفه في مجموعات أخرى ، غير أنه يتضع بعض الفروق الصغيرة • فغي جنس تاراكساكم يؤنف اثنا عشر نوعا أو أكثر أساس المركب • ونفس الحال صحيح في جنس التناريا • الا أنه لا يوجد غير نوعين ثنائيي المجموعة (٢٠ = ١٨) من جنس بارثينيوم يسهمان في. تكوين مركب يقتصر على مساحة صحراويه واحدة في غرب الولايات المتحدة ، ولكن الأعداد الكروموسومية الجسمية لمتعددات المجموعات تصل الى ١٤٤٠ ويبدو أن انتعدد المجموعي الذاتي هو المهم في هذا الجنس وليس التعدد الخلطي ، حيث ان مدى تغير الصفات المورفولوجية يكون المنسلتين تتجمعان حول النوعين الثنائيين للمجموعة • ونصادف تباينات أوسع في أجناس روباص وبو تنتيلا وبوا وتتوقف هذه الفروق على عدد الانواع الجنسية الثنائية المجموعة التي تسهم في تكوين المركب ، وعلى درجة التعدد المجموعي التي وصل اليها المركب ، وعلى مقدار التهجين الذي يحدث بين الصور العديدة المجموعات ، وعلى مقدار الآبومكتية الاختيارية الموجودة في المركب بمقارنتها مم الآبومكتية الاجبارية •

ومن الواضع تماما آنه لا يمكن تطبيق العقيدة عن النوع بدقة مع هذه الصور الآبومكتية وبيد أنه لا يقل عن ذلك خطأ أن نعتبرها ضمن نوع واحد , وقد أطلق على مثل هذه المجموعات المصطلحان « نوع لا تزاوجي » أو محلقة الأنواع الصغيرة» مع قصر تسمية النوع على الصور الثنائية المجموعةالتي تتزاوج جنسيا والمميزة مورفولوجيا ولكن لا يتيسر ادراك أن مثل هذه المجموعة المعقدة تقسيميا يؤلف وحدة تطورية واحدة الا اذا عرفت هذه العلاقات و

ويمكن هنا أن نقول كلمة أخيرة فيما يتعلق بالمركبات اللاتزاوجية والتوزيع النباتى الجغرافى ، فالموقف فى الكريباس ، حيث تعرف الأنواع الثنائية المجموعة وحيث يمكن الى درجة معقولة تحديد الكيفية التى اشتقت بها الصور الآبومكتية العديدة المجموعات ، يسمح بتعيين مراكز النشأة ومسارات الانتشار • أما حيث تختفى الأنواع الثنائية بسبب اندثارها ، كما يبدو الى

حد معني أنه الحال في جنس روباص ، فان أمثال هذه التقديرات تكون آكثر صعوبة و ولكن وجود المركبات اللاتزاوجية في المناطق القطبية الشمالية وتحت القطبية الجنوبية (تاراكساكم وانتيناريا) مع وجود أسلافها المحتملة الثنائية المجبوعة في المناطق المعتدلة وتحت القطبية الشمالية تمكن الانسان مسن استخدام الصور الآبومكتية ككواشف للهجرة الفلورية والدراسات الحديثة للصور الآبومكتية تجعل هذا السبيل للبحث في التوزيع الجغرافي للنبات مجديا وأكثر سهولة و

التكاثر العذرى في الحيوانات

ان وجود تبادل لطور بوغى ثنائى فى المجموعة مع طور جاميطى أحادى المجموعة فى النباتات يسمح بجعل السلوك فى التكاثر العندى اوسع كثيرا فى مداه مما يمكن أن ينشأ أو أن تعرضه الحيوانات التى يتلو الاخصاب فيها الانقسام الميوزى مباشرة و ونفس الحال صحيح أيضا فى التكاثر الآبومكتى الخضرى حيث نجد أن كل عضو فى النبات له الامكانيات الكامنة لأن يتحول الى عضى خضرى للتكاثر من نوع ما ولا يمكن أن يحدث التكاثر الحضرى بأية حال عن طريق مجموعات من الخلايا الا فى الغنات الحيوانية الأولية جدا أما التكاثر العذرى فهو ضرب من التكاثر منتشر بين الحيوانية الأولية جدا أما التكاثر العذرى فهو ضرب من التكاثر منتشر بين الحيوانات التى تتكاثر جنسيا وقد يأخذ صورا عديدة وهو ، فيما عدا بعض المجموعات المينة ، فادر ومتفرق الحدوث بينما لا يغيب طبيعيا الا فى الفقاريات وفى رتبتى المشرات ، أودوناتا (الرعاشات) والهتروبترا (سوامالينين ١٩٥٠) موايت المشرورى هنا أن نميز بين جميع ضروب التكاثر العذرى المحدوعة (آرهينوتوكى ، طبقا لتسمية هوايت) والتكاثر العذرى الأحادى المجموعة (ثيليتوكى) *

والتكاثر العذرى الأحادى المجموعة ضرب من التكاثر وهو أيضا وسيلة لتعيين الجنس فالبيضات المخصبة تنمو الى اناث ثنائية المجموعة والبيضات العذري الأحادي العذرية تنمو الى ذكور أحادية المجموعة ولقد نشأ التكاثر العذري الأحادي المجموعة ، في حدود معرفتنا ,ست أو سبع مرات مستقلة في الملكة الحيوانية : في الروتيفرا والأكارينا (الحلم) وفي أربع من رتب الحشرات ، الغشائية الأجنحة والمتشابهة الأجنحة والغمدية الأجنحة والهدبية الأجنحة و تعرض

جميع حشرات رتبة غشائية الأجنحة التكاثر العذرى الأجادى (آرهينوتوكى) وفي المتشابهة الأجنحة لا يظهر الا في عدد قليل من أنواع الكوكسيدات (الحشرات المقشرية والبق الدقيقى) والاليروديدات وفي الغمدية الأجنحة لا يعرف الا نوع واحد ميكرومالئص ديبيليس به ذكور أحادية بينما يعتقد في وجود الظاهرة في هدبية الأجنحة لمجرد أن الاناث العذارى (غير الملقحة) تعطى ذكورا أحادية المجموعة وقد أجريت أكثر الدراسات استفاضة في كلتا الناحيتين السيتولوجية والوراثية على الأنواع المختلفة من غشائية الأجنحة والعرض التالي يستند معظمه الى هذه البيانات

وعملية تكوين البيضات في هذه الصور طبيعية في أساسها حيث ان التلاصق وتكوين الكيازمات (وفرضا العبور أيضا) والانقسام الاختزال جيعها جزء منتظم من العملية الميوزية ولكن لما كانت الذكور أحادية المجموعة الكروموسومية فان عملية تكوين الاسبرمات بها لا يمكنها أن تتبع سبيلا طبيعيا للأحداث فتحفف عملية اختزال العدد الكروموسومي وقد وجدت عدة طرز مختلفة لعملية تكوين الاسبرمات وفغي غالبية غشائية الأجنحة لا يكون الانقسام الأول في العملية الميوزية طبيعيا فيتكون المغزل في مذا الانقسام ويكون غالبا وحيد القطب ولكن لا تنقسم الكروموسومات ثم ينفصل جزء صغير سيتوبلازمي عديم النواة يلحقه البوار في آخر الأمر بينما يجرى في الجزء الأكبر ذي النواة انقسام ميتوزي يعطى اسبرمين عاملين وقد وجد أيضا هذا الطراز من عملية تكوين الاسببرمات في الخنفسساء ميكرومالتص كما أمكن بيان أنها تجرى أيضا في الدبور هابروبراكون حتى في الذكور الثنائية المجموعة النادرة التي يوجد بها كروموسومات نظيرة يمكنها أن تتزاوج أثناء الانقسام الميوزي فهذا بلا شك نظام قديم غير محكوم بعدد الكروموسومات الموجودة بالنواة

وفى الدبور السيليونيدى تيلينومص فارياى يكون الانقسام الأول فى الخلايا الأمية للاسبرمات ميتوزيا فى طبيعته تنشأ منه خليتان أميتان ثانويتان للاسبرمات ويجرى بكل منهما انقسام ثان غير تام فلا ينفصل غير زر صغير عديم النواة من كل منهما

وفى الصور الأخرى لايحتاج الأمر حتى الى هذا التصنع من تقليد للانقسام الميوزى وتتألف عملية تكوين الاسبرمات من انقسام انشطارى واحد

شبيه بالميتوزى (فى الآكارينا وفى الحشرات الاليرونية فى متشابهة الأجنحة أما فى الكوكسيد ، ايسيريا بورتشيزى ، فلا تفترق كروموسومات الحلية الأمية للاسبرمات عن الكروموسومات الميتوزية الا فى أنها تكون على درجة أكبر من الانكماش •

وهناك بعض الأحمية لأن نبحث الأصل المحتمل لنشأة الحالة الأحادية المجموعة للذكور ونبحث كذلك نتائجها التطورية • وهناك كل ما يدعو الى الاعتقاد بأن هذه الحالة قد نشأت مستقلة في كل من المجموعات التي سبق ذكرها ، وأنها في غمدية الأجنحة ومتشابهة الأجنحة ، على الأقل ، قد نشأت من أسلاف تحوي كروموسومات 🏋 اما في الهابروبراكون وفي نحل العسل . -فأن تعين الجنس يعتمد على سلسلة من الأليلات المتعددة بحيث تؤدى الحالة الأصيلة الثنائية أو الأحادية الأليلات الى الذكورة والحالة الخليطة الى الأنوثة (هويتنج ١٩٤٣ ، ١٩٤٥) * ومن أجل أشتقاق الحالة الأحادية المجموعة للذكور من نظام سلفي XO-XX ، يجب الاعتماد اما على استبعاد أو تحوير كروموسومات الجنس وبناء نظام جديد للجنس يعتمد على عوامل وراثية (كما في الهابروبراكون) ، واما على استبعاد الأوتوسومات والاحتفاظ فقط بكروموسومات الجنس • والمعتقد أن السبيل الأول هو الذي أتبع للحصول على ذكور أحادية المجموعة في الايساريا (هيوز ــ شريدر ١٩٤٨ ب) ويكشف اتجاه تطوري في أنواع من الكوكسيدات المختلفة أن سلسلة من التغيرات المتوالية في الذكور الثناثية المجموعة تسببت أولا في حلول عدم التلاصق ثم تبعها عدم التوافق الزمني في عمل المجموعتين الأحاديتين من الكروموسومات ثم تفارق مستديم في البكنوزية لمجموعة منها ثم كبت لتكوين الاسبرمات في الخلية التي تحمل هذه المجموعة ، والنتيجة هي أن الكوكسيد الذكر يتوالد كفرد أحادى المجموعة فسيولوجيا وباستبعاد المجموعة البكنوزية وبازالة المانع من نمو البيضة غير المخصبة يؤول الأمر الى الحصول على ذكر أحادى المجموعة سيتولوجيا أيضا

ومن ناحية أخرى يقترح هوايت (١٩٥٤) أن استبعاد الأوتوسومات يؤدى الى نظام وراثى متعدد الكروموسومات X ولكنه لا يحوى كروموسومات Y أو أتوسومات ١٤٠١ أنه لا يمكن ، فى الوقت الحاضر ، اثبات صحة أى من النظامين ولذلك فان نشأة الحالة الأحادية المجموعة للذكر ستظل محاطة بالشك ٠

ويدل وجود الذكور الأحادية المجموعة ، بالفهم التطورى ، على أن كل طفرة تتعرض مباشرة الى الانتخاب الطبيعي وأن المرء يتوقع أن العشائر الطبيعية لهذه الكائنات يجب أن تعرض درجة أعلى من النقاوة والتماثل وعددا أقل كثيرا من المعيتات عن مثيلاتها من الأنواع الثنائية المجموعة ، وفي الحقيقة يمكن للمرء أن يقارن الكروموسوم للا في أنواع الدروسوفلا مع كامل المجموعة الكروموسومية في ذكر أحادى المجموعة حيث ان كلا منهما معرض للانتخاب الطبيعي أثناء وجوده في حالة مجردة من الحماية ، ومع أنه لم تجر للآن دراسات وراثية على العشائر الطبيعية للذكور الأحادية المجموعة ، فانه تبين أن كروموسومات لل في أنواع الدروسوفلا لا تحتوى على درجة من التباين الكامن على هيئة طفرات متنحية ، كالموجود في الأوتوسومات التي تكون دائما في الحالة الثنائية في كل من الذكور والاناث ،

وعلى نقيض التكاثر العذرى الأحادى المجموعة الذى يؤدى الى تكوين ذكور أحادية المجموعة ، فأن التكاثر العذرى الثنائي المجموعة يعطى فقيط اناثا ثنائية المجموعة ناتجة من بيضات غير مخصبة • ومناك طرازان عامان يمكن تمييزهما : التكاثر العذرى الاجبارى أو الكامل حيث يكون مو الضرب الوحيد من التكاثر وحيث تتكون العشيرة كلية من اناث (قد يوجد أحيانا ذكور ولكن وجودها ليس بالأمر الضرورى لاستمرار بقاء النوع) • والتكاثر العذرى غير الكامل أو الدورى حيث يتخلل جيل جنسى بعد كل جيل أو آكثر من التكاثر العذرى • ومن الواضع أن العواقب الوراثية لهذين الطرازين تختلف كل منها عن الأخرى تماما •

والتكاثر العذرى الجبرى , وفيه يتم النمو لبيضة غير مختزلة , يمثل نظاما وراثيا مغلقا • فقد أزيل الانقسام الميوزى وامتنع تكوين توافيق جديدة بين الجينات , وباستثناء بعض الطفرات النادرة التي قد يكون لها أثر , فأنالتغير التطورى قد تعطل • وتمثل هذه المجموعة من الكائنات ، من حيث الجوهر ، سلالة صنوية ذات تركيب جينى غير متغير , ونتيجة لذلك فأنها تكون تحت رحمة البيئة المتغيرة • والحقيقة في أن غالبية الصور التي تعسرض التكاثر العذرى الجبرى هي من متعددات المجموعات تشير الى أن هذه الكائنات مجهزة بتراكيب جينية ذات مرونة أعظم ، وتحمل بيئي أوسع ، من التي تملكها أسلافها الجنسية الثنائية المجموعة • ولكن اذا تصادف حدوث تغيرات بيئية شديدة داخل المدى الذي تنتشر فيه , فانها لا تملك احتياطيا من التصنيف

مختزنا على هيئة جينات متنحية يمكنها عن طريق تكوين اتحادات وتوافيق جديدة انتاج نسل قادر على مواهة الظروف الجديدة • غير أن صورا جبرية معينة يجرى بها الانقسام الميوزى العادى ورغم ذلك يستعاد العسد الجسمى المكروموسومات عن طريق الاندماج مع أحد الأجسام القطبية أو بانلماج نواتين تفلجيتين ، وفي هذه الأحوال يكون هناك احتمال أكبر للاختلاف المظهرى والوراثي • وحتى في هذه الحالة تكون درجة الحلط التي عليها الأم محددة للدى التصنيف • وبمجرد استتباب الحالة الأصيلة لأى جين فانه يجب أن يظل كذلك مع استثناء حدوث الطفرات • ولهذا فانه ليس من الغريب أن يكون وقوع الآبومكتية الجبرية في الملكة الحيوانية نادرا ومتفرقا ولا تتميز به مجموعة بكاملها •

ومن ناحية أخرى ، يستغل التكاثر العندى الدورى مزايا كل من طرازى التكاثر العذرى و إلجنسى و ولما كان التكاثر العذرى لا يستدعى تزاوجا فان كامل نشاطات حياة البلوغ تتحول الى التغذية والتكاثر وتكون هذه الكاثنات ، ومنها المن مثلا ، شديدة التكاثر في المواسم الدافئة من السنة ولما كانت جميع الأفراد اناثا فان كلا منها مؤهل لانتاج النسل و وعندما تصبح المظروف البيئية غير مناسبة ، كحلول الجو البارد ، فان جيلا جنسيا يتخلل الدورة مع تكرارها حسبما تقتضي الظروف .

فيسير التعدد المجموعي جنبا الى جنب مع التكاثر العنري الاجباري اللاميوزي وذلك بالرغم من معرفة عدد من الصور العنرية التكاثر الثنائية المجموعة وفي الحالات التي يختفي فيها الانقسام الميوزي يمكن أن تستتب بها آية درجة من التعدد المجموعي ، وكذلك بالتأكيد ، أي طراز من الشنوذ الذي لا يتداخل مع الانقسام الميتوزي ولا يؤثر على الحيوية والظاهر أن المركبات اللاتزاوجية ، كالتي توجد في النباتات ، لم تستتب في الحيوانات مع المكان استثناء بعض الديدان الأرضية والسوس المينة و هذا الى أنه من المكن ، كما يقترح هوايت ، أن تكون حالات التكاثر العذري الجبري الموجودة حاليا حديثة النشأة نسبيا و

ومع أن التكاثر المندى يوجد بصورة أو أخرى فى معظم القبائل الحيوانية فانه يمكن الاقتصار فى بحث التفاصيل على ارتيميا سالينا (القشريات) ، وتريكونيسكوس الينزابثى (متساويات الأرجل) ، صولينوبيا تريكترلا (حرشفية الأجنحة) ، والدبابر السينيبيدية والمن .

ويتمتع جنبرى الماه المالح بتوزيع واسع فى كل من العالمين الحديث القديم ولكنه توزيع غير متصل حيث انه يقتصر بيئيا على المياه شديدة الملوحة كالتي توجه فى البحيرات الداخلية المالجة والملاحات وقد سمح انفصال السلالات (والمفروض أنه لمد طويلة جدا من الزمان) ، بحدوث بعض الاختلافات المورة ولوجية ومع ذلك اتفق علماء التقسيم بوجه عام على اعتبار أن السلالات تابعة لنوع واحد والصورة الجنسية الثنائية المجموعة (٢ن = ٤٢) مى أكثر السلالات انتشارا و لا يبعث البيض فى هذه السلالة التكوين الا بعد اخصابه وقد أبلغ عن وجود سلالة جنسية رباعية المجموعة ولكن تعرف سلالات عذرية التكاثر ثنائية وثلاثية ورباعية وخماسية وثمانية وعشارية المجموعات وتتألف غالبا من اناث ويجرى آكثر البحوث المركزة على هذه السلالات فى منطقة فلسطين و

ويعرض الساوك السيتولوجي في السيلات العفرية التكاثر بعض الاختلافات, فالسلالة العندية التكاثر الثنائية المجموعة يجرئ بها الاقتصاع الأول الميسوزي طبيعيا في البيضة فيتكون بانتظام ٢١ وحدة ترافيعية ثنائية, غير أن الانقسام الثاني يكون شاذا حتى انه لا يتم ولكن مع طول وقت التفلج يستعاد العدد الثنائي اما عن طريق اندماج الجسم القطبي بنواة البيضة غير المختزلة واما بمنع الانقسام الثاني وانقسام الكروموسومات ببساطة على نحو من الانقسام الميتوزي الداخل وفي السلالة الرباعية المجموعة المباطة على نحو من الانقسام الميتوزي الداخل وفي السلالة الرباعية المجموعة شبيه بالميتوزي يؤدي الى تكوين البيضة تنقسم فيه الكروموسومات الأربعة والثمانون الأحادية ولا يعرف في السلالات الأخرى صلوك البيضة أثناء النضج ، غير أن وجود بعض السلالات غير المكتملة مجموعيا في فلسطين يشير الى وقوع شذوذ ميوزي ومن العسير تفسير نشأة السلالات العذرية التكاثر الشاذة العدد الكروموسومي الا عن طريق فقد كروموسومي أثناء الانقسام الميوزي الشاذ ولكن بمجرد تكوينه يسمع التكاثر العافري باستمرار هذه الطرز الشاذة سيتولوجيا و

وتريكونيسكس اليزابش حشرة جنسية ثنائية المجموعة (٢ن = ١٦) يقتصر وجودها على المناطق الجبلية الرطبة في جنوب فرنسا . غير آنه يوجد صنف منها , سولبز ، ثلاثى المجموعة وعذرى التكاثر معا ويجرى به انقسام واحد شبيه بالميتوزى يؤدى الى تكوين البيض و ولا يعيش هذا الصنف مع السلالة الثنائية في موطن واحد ولكنه يوجد في مناطق منعزلة أكثر جفافا على

البحر المتوسط لا توافق بيئيا السلالة الثنائية • ويمتد انتشاره أيضا في الشمال الى أن يصل الى جنوب السويد وفنلندا • وتوجد ذكور ثلاثية المجموعة بمعدل من ١ الى ٢ في المائة ولكن لا يعرف شيء عن نشأتها • ويعتقد هوايت أن التكاثر العندي سبق الحالة الثلاثية المجموعة في التريكونيسكوس ، وأنه اذا كأنت هناك صورة ثنائية عذرية التكاثر فهي اما أنها لم تكتشف واما أنها قد اندثرت • ويزيد الاعتقاد بصدق هذا الرأى المعرفة بوجود سلالات ثنائية المجموعة عذرية التكاثر في جنس أرتيميا وصولينوبيا وكذلك في بعض أنواع السوس المعينة والديدان الأرضيسة وبراغيث الماء والصراصير •

وسولينوبيا تريكترلا فراشة سيكيدية لهاثلاث سلالات أوروبية : سلالة منها جنسية ثنائية المجموعة (٢٠ = ٢٢) ، وسلالتان عذريتا التكاثر احداهما ثنائية المجموعة والثانية رباعية ، والمعتقد أنها نشأت عن طريق التعدد المجموعي الذاتي و والسلوك الميوزي في السلالات العذرية التكاثر طبيعي ويعطى بيضا مختزلا يبدأ النمو دون اخصاب ، وبعد تكوين أربع نويات تفلجية تتحد النويات في أزواج لتستميد المدد الجسمي من الكروموسومات ويمكن أن تتراوج الذكور الجنسية الثنائية المجموعة مع الاناث العذرية التكاثر لتعطى نسلا ، ويكون معظم هذا النسل اناثا اذا كانت الأم عذرية التكاثر ثنائية ، ولكنه يكون بيتي الجنسي ثلاثي المجموعة اذا كانت الأم رباعية ، والخاهر أن الحالة البينية للجنس ترجع الى الحقيقة في أن الاناث في حرشفية والظاهر أن الحالة البينية للجنس ترجع الى الحقيقة في أن الاناث في حرشفية الأجنحة مختلفة الجاميطات ، وعلى هذا يكون بثلاثي المجموعة عسك التوازن ضد ثلاث مجموعات أوتوسومية و

ولتوزيع سولينوبيا تريكترلا بعض الأهبية , فتوزيع السلالة الجنسية الثنائية المجبوعة ضيق ويقتصر على المناطق الألبية السويسرية والألمانية المجاورة التى لم تتجمد خلال العصر الثلجى الدافى و وتوجد السلالة العذرية التكاثر الثنائية مع السابقة في هذه المناطق ولكنها الى جانب ذلك قد مدت انتشارها نوعا ما ليشمل المناطق المجاورة التى تجمدت وأما السلالة العذرية التكاثر الرباعية فيزداد انتشارها اتساعا فيمتد شمالا الى جنوب السويد ويقطى أوروبا الوسطى بصنة عامة وتقع حدوده الشرقية في رومانيا و

وكما أشرنا سابقا فان التكاثر العذرى الدورى يستغل الحاصيتين اللتين

يتمتع بهما عموما الكائن العذرى التكاثر وهما سرعة النمو ووفرة التكاثر ، وفي نفس الوقت يحتفظ بالمزايا الوراثية للتكاثر الجنسى • وغالبا ما تكون الدورات معقدة ولا تكون العوامل التي تدخل في تميين كل خطوة فيها مفهومة على أي معنى فسيولوجي • غير أنه يعرف أن درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة ترجع انتاج الذكور في الحيوان القشرى كلادوسيرا ، في حين أن التغذية والازدحام والرطوبة وقلة الضوء تؤثر على التكاثر العذرى في دبابير الأورام النباتية •

والمن كمجموعة يعرض تكاثرا عذريا دوريا ويمكن اتخاذ تترانيورا دولمي كمثل (هوايت ١٩٥٤) فيكمن البيض المخصب خلال الشتاء وتكون الحورية الأنثى في الربيع ورما ورقيا في شجرة الالم الأوروبية ويتحقق داخل هذا الررم تكوين صورة بالغة غير مجنحة يتبعها انتاج عذرى لحوالى ٤٠ فردا من النسل المجنع و ويطلق على الأم غير المجنعة التي تكون الورم الأم الرئيسية أو « فونداتريس » ويهاجر النسل المجنع وهو عذرى أيضا الى نبات صيفي للغذاء (في حالة ت ، اولمي تكون الحسائش النجيلية هي العائل الصيفي) وهذه تكون الجيل المهاجر «اميجرانت» وقد تتتابع الأجيال على الحشائش وتعطى أجيال الوفرة « اكزول » ، ويشمل آخر جيل منها وهو يتوافق مع اقتراب حلول الطقس البارد ذكورا جنسية مجنحة واناثا عذرية ، وهذه تكون الجيل السابق للجنسي «سكسوباري» التي تعود الى شجرة الالم عائلها الشتوى حيث تنتج الاناث الجنسية ، وهذه هي والذكور المجنحة من الجيل السابق تكونان الجيل الجنسي « سكسوال » ، ولهذا فان الذكور والاناث (التي ستتزاوج معها الجيل الجيش الملقع للكمون الشتوى) هما من نتاج جيلين مختلفين ،

وسيتولوجيا , تحتوى الذكور الجنسية على ١٣ كروموسوما كعدد جسمى (٢ن) والاناث على ١٤ مما يدل على وجود نظام XX-XX للجنس وتحتوى الصور المنرية _ جيل الأمهات الرئيسية والجيل المهاجر وأجيال الوفرة _ على ١٤ كروموسوما ولا يجرى بها غير انقسام واحد للنضج في البيضة ويعطى الجيل السابق للجنسي نوعين من الخلايا الأمية للبيضات يجرى بأحدهما انقسام واحد للنضج يعطى بيضة منتجة للاناث بينما يجرى في النوع الثاني انقسام واحد محور الى الحد الذي لا يتزاوج فيه غير كروموسومي X ويختزلان ليعطيا بيضة XO تنمو الى ذكر وعملية تكوين الاسبرمات في الذكور شاذة أيضا و فالانقسام الاختزالي طبيعي فيما عدا

ما يتعلق بالكروموسوم X الذي يمر , بعد أن يظل معلقا بين القطبين في حالة معتطة دون انقسام , الى خلية أمية ثانوية آكبر كثيرا من التي Y يصل اليها كروموسوم Y و تنقسم فقط الحلايا الثانوية الأمية الحاملة للكروموسوم Y , وتعطى كل منها اسبرمين حاملين Y وهذه باتحادها مع البيضات المختزلة الحاملة للكروموسوم Y , Y تعطى آلا بيضا (مخصبا) ينشأ منه في الربيع التالى جيل الأمهات الرئيسية Y

وفى أنواع المن الأخرى ، قد تتحور كثيرا دورة الأجيال ، فمثلا فى فيللوكزرا كاريبكوليس لا يوجد الا ثلاثة أجيال فى السنة فلا يوجد الجيل المهاجر ولا أجيال الوفرة حيث لا تكون جسزا من السدورة ، فتعطى الأم الرئيسية جيلا سابقاً للجنسى ولكن هذه قد تكون اما منتجة للذكور واما منتجة للاناث ، وهكذا تنفصل أنسال للذكور وأنسال للاناث طبقاً للأصل الأبوى لها. ولا يوجد للدبابير السينيبيدية غير جيلين فى السنة ، وينتج الجيل الثنائى الجنس بيضا فى الحريف يعطى جميعه عند الفقس اناثا عذرية ، وهذه تنتج ذكورا واناثا للجيل الجنسى ، ويمكن فرض أن هذه الحشرات لم يتكون فيها النظام المعقد الذى تكون في المن حيث ان الأنواع الأكثر بداءة لا يسوجد لها غير جيل واحد ثنائى الجنس سنويا ،

الباب الثامن عشر محلمت ختامیت

انه يكون من الغرور ومن الحطأ الجسيم حقا أن ندعى أن الأبواب السالفة قد قامت بأكثر من تقديم الطالب الى العلم العام « السيتولوجيا » , وبيان العلاقة بين هذا العلم وبين فسيولوجيا ووراثة وتطور الكائنات ، وابراز ميادين الدراسات التجريبية التى تبدو بوجه خاص ذات اتصال وثيق بتفهمنا للخلية على أنها الوحدة الأساسية للتنظيم ، وقد بذلت محاولة عند القيام بتنظيم هذه المعلومات فى تحديد وفصل المؤكد من غير المؤكد ، والغرض من المساعد المحققة ، والعلاقة السببية من الحقيقة غير المتصلة ، كما يذلت أيضا محاولة ضمنية أكثر منها صريحة ، لأن ننقل للطالب شيئا من فلسسفة السيتولوجيا كعلم وصفى وتجريبى ، وأن نضع له دون املاء ، القواعد الأساسية التى يعتنقها عالم السيتولوجيا ،

فعالم السيتولوجيا مثلا لديه ثقة ، بل عقيدة ، في صحة نظرية الخلية ونظرية تسلسل الخلايا والنظرية الكروموسومية للوراثة ونظرية التطور وهذه جميعا « نظريات » بالاسم فقط ، فهى الاحجار الاساسية لا لعلم السيتولوجيا وحده ، بل ولعلم البيولوجيا الحديث ذاته ، ويدخل فيها ضمنا قاعدتان أساسيتان : الأولى الاستمرار غير العضوى والعضوى ، والثانية عشوائية الهدف بدلا من سبق تحديده ، وترغمنا نظرية التطور ، التي تشمل داخل مجالها على نحو ما النظريات الأخرى ، على قبول هاتين القاعدتين كأسس جذرية عاملة ، والانسان وحده في الأزمان الحديثة من تطوره ، هو الذي يملك القدرة على استبدال الفرصة بالاختيار وعلى أن يحدد ويوجه تطوره على نحو مقصود ،

فالمساحدة تلو المساحدة والتجربة التي يتكرر تاييدها تبعل باحث السيتولوجيا يتمتع بثقة أكبر في وسائله وفي وجهة نظره اثناء مسايرته

لزملائه العلميين الآخرين , حيث ان فروضه ونظرياته لا تعنى الا قليلا اذا لم تكن متفقة مع بياناته المسجلة •

واذا ما نظرنا الى ما بعد هذه القواعد الأساسية فاننا نشعر بمرارة ادراك جهلنا للأسباب والأغراض التى تتصل بظواهر العالم البيولوجى ولمعلوماتنا ، في جميع النواحي تقريبا . منقطعة ٠ كما أن كثيرا من التراكيب والعمليات التي كان يظن ، في وقت ما ، أنها بسيطة ، قد تبين الآن تعقيدها وأن مظهرها الأولى قد خدعنا ٠ فبغضل استعمال المجهر الالكتروني والطرق الغنية التي ابتدعها باحثو الكيمياه الحيوية والفيزياء الحيوية نسرى الآن و الأوعية انفارغة ، التي رآها روبرت هوك خلال أعين جديدة ، وأصبع ما نراه داخلها من تراكيب بنائية دقيقة وتنظيم موضعي لمشتملاتها يتطلب بشدة تفسيرا متكاملا يتمشى مع اكتشافات باحث فسيولوجيا الخلية التي تتساوى في الأهمية ٠

وفي تقدمة هذا الكتاب ، أثير عدد من الأسئلة • وقد بذلت محاولة للاجابة عنها خلال المتن • وتتصل هذه الأسئلة ، بصفة خاصة , بتراكيب الكروموسومات والنواة البنائية ووظيفتها وسلوكها وتطورها وقد بدا أن هذه الأسئلة مشروعة ، حيث ان التوارث ، كما نعرفه ، يتركز بدرجة كبيرة في هذه الأجسام • ونستطيع الآن أن نمد نطاق هذا التعميم وأن نقـــرد في أمان ، أن المفتاح اللازم لحل المشاكل الأساسية في السيتولوجيا يقع في العلاقات بين ثلاثة أنواع من الجزيئات الكبيرة وهي RNA و DNA والبروتينات • ولذلك فاننا قمد نتحدث عمن الأساس الكيميائي للوراثة والتطور حيث انه في حدود هذا الأطار من الفكر يجرى البحث عن اجابات للاسئلة الحاصة بطبيعة عمليات التخليق البيولوجية المعينة ، وبطبيعة الجن وعمله ، وبالتركيب البنائي لليوكروماتين والهتروكرولاتين ونشساطهما ، وبمعدلات الطفور اتجاهاته , وبتكوين الاتحادات الجديدة للجينات • ولقد برهنت البكتريا والفيروسات على أنها مواد على غاية الأهمية للدراسة في البحث عن اجابات لهذه الأسئلة ٠ فهي تبدو أكثر بساطة من الكائنات الراقية في التركيب البنائي والوظيفة ٠ كما أنها أكثر طواعية للدراسات الفيزيائية والكيميائية • وقد اكتشفنا أيضا أن لها طرقا جديدة للوراثة كان وجودها في العالم العضوي مجهولا من قبل ، وأنه وان كان من الصعب فهم وتقييم هذه الطرق الجديدة في الوراثة فأن معرفتها تسهم في تفهمنا للكائنات التقليدية الأخرى •

وتصادفنا نفس المشاكل عند محاولة حل القواعد التي يتبعها التطور ، الا أن عنصر المنافسة يعترضنا هنا بنشاطه ، وحيثما يتعلق الأمر بالبقاء نجد نظاما وراثيا يتنافس مع آخر وكما أوضح هوايت (١٩٥٤) ، يجب أن تأخذ دراسات التطور المقازن أمورا كثيرة في الاعتبار ، وهي طرق التكاثر ، وديناميكيات العشائر ، والدورات الكروموسومية كما ترى أثناء الانقسام الميوزى ، ومعدلات الإتحادات الجديدة ، ودرجات وأنواع تعدد المظهر الكروموسومي والوراثي وكأن كل نوع من الأنواع يسير خلال الزمن ، وهذه العوامل تحدد فرصته في البقاء ومقدرته على التغير ، وقيمته كمركز بؤرى لتطور آخر يتشعم منه و

وندرك أن معلوماتنا عن تركيب ووظيفة الخلية وعن دور الخلية المتشابك في النمو والتكوين وفي التوارث والتباين أكثر كثيرا مما كانت عليه في أي وقت ، ولكنا ما زلنا نواجه كثيرا من الفموض وعدم التأكد * وقد ذكرناها خلال المتن ولكن يجب ألا تكون داعية للقلق * فكما أوضح ويلسون (١٩٢٥) بكل جلاء أن نظرية التطور قد انبثقت أصلا نتيجة لدراسة التاريخ الطبيعي وأخذت الشكل المحدد لها قبل معرفة التركيب البنائي للكائنات الحية بوقت طويل ، وعلى الرغم من أن التقامعا مع السيتولوجيا وعلم الوراثة حديث نسبيا، الا أنه يمكن ، الى درجة كبيرة وصف و الطابع العام للتطور » عن طريق الوراثة الحبيبية والانتخاب الطبيعي (هوايت ١٩٥٤) •

ويمكن أن نقول نفس الشيء عن السيتولوجيا , فقد انبثق كعلم بسبب فضول لم يثره الاهتمام بالتركيب البنائي للكائنات الحية ولأن اكتشاف المجهر أتاح دراسة التراكيب ذات الأبعاد الصغيرة • واتصل أولا مع علم التشريع وعلم الانسجة وعلم الأجنة وبعد ذلك بعلم الوراثة • وفي المستقبل القريب لابد أن يمكننا اتحاده الحديث بعلم الفيزياء وعلم الكيمياء , من أن ننظر الى د الطابع العام للخلية ، على نحو اكثر دقة وتفصيلا •

كشاف تحليسلي

Upcott, M.	آبکوت ۰ م ، ۲۸۷ ، ٤١٤ ، ٤٧٤
Epling, C.	ابلنج ۲٤٥ ، ٦٥٢ ، ١٦٤
Ascospores	أبواغ زقية (كيسية ـ جرابية)
	777 . 770
Abbe. L.	آبی ، ل ۲۹۰
Syngamy	اتحاد الجاميطات ٦٠ ، ٩٦
Atchison, E.	آتشىيسون ، أ • ٧٠٢
Atwood, K. C.	آتوود ، ك ° ۲۰۷ ، ۳۸۸
Agave	اجاف ۹۲۶
Agapanthus	اجابانثاص ١٦٨
Polar bodies	اجسام قطبیة ۹۸ ، ۶۰۹ ، ۶٦۷ ــ ۶۲۹
Exules	أجيال الوفرة (أكزول) ٧٢٥
Monosomics	أحاديات الكروموسوم ٢٤٧ ، ٢٥٠ _ ٢٥٤
Somatic reduction of chromosomes	اختزال میتوزی للکروموسومات ٤٠٤ _ ٤٠٦
Constriction:	اختناق:
Primary	ابتدائی ۱٤۸
Secondary	ٹانوی ۱۲۸ ، ۱۷۳ ــ ۱۷۷ ، ۲۲۳ ، ۲۲۶
Cleavage furrow	الاختناق التفلجي ٣٠٩
Mixoploidy	اختلاط الحلايا بالنسبة للتعسدد
	المجموعي ٢٠٢
Pseudogamy	احصاب کاذب ۷۰۷ _ ۷۱۱
Fertilization:	الاخصاب ۳ ، ۹۹ ، ۱۰۱ ، ۱۰۸
preferential	التفضيلي ١٩٧
Adenine	ادنین ۵۵۰ ـ ۸۵۰

Linkage	الارتباط
in bacteria	في البكتيريا ١٥٣ ، ٣٧١
in bacteriophage	فی البکتریوفاجات ۷۷۲ ـ ۷۷۸
complete	التام ۱۲۲ ـ ۱۲۳
and crossing over	والعبور ۱۲۱ ــ ۱۲۲
cytological basis of	الأساس السيتولوجي ل ١٣٨ ــ ١٣٩
incomplete	غير التام ١٣٣ _ ١٣٤
limitation of linkage groups	حد المجموعات الارتباطية ١٢٨ - ١٣٠
maps in bacteriophage	خرائطــه في البكتريوفاجــات ٥٧١ ــ ٥٧٥
maps in Drosophila	خرائطه في الدروسوفلا ١٣٣
maps in maize	خرائطه في الذرة ١٣٥
sex	بالجنس ۱۱۷ ـ ۱۲۱
Erebia	اربیا ٦١٣ ، ٧٠٤
Artemia	أرتميا ٧٢٤ ،
Arvelius	ارفیلیوس ۲۹۱ ، ۳۲۰
Doublets	الازدوجات ۲۱۵ ، ۲۵۳ ـ ۲۵۷
Toluidine blue	أزرق التولويدين ٥٥٠
Nucleotide pairs	أزواج النويتيدات ٥٧٥ _ ٥٧٦
Azure B.	Tiec B oso
Aspergillus	اسبرجيللس ۸۰۰ ، ۲۰۹
mutation rates,	معدلات الطفور ٥٨٧ ــ ٨٩٩
somatic crossing over	العبور الميتوزي ٣٦٠ ــ ٣٦١
Stubbe, H.	استابی ، ه ۰ ۰ ۰
Streptocarpus	استربتو کاربوس ۸۸
Sturtevant, A. H.	استرتفانت ، ۱ ۰ هـ ۰ ۱۲۲ ، ۱۲۳

	777 . 777 . 337 . 707 . V/3
October C	۸/٤ ، ۷۲٤ ـ ۲۲٠ ، ۸۸۰
Ostergren, G.	استرجرن ، ج * ۱۵۷ ، ۱۹۹ ، ۱۹۳
	PA7 , OA7 , PA7 , F.7 , 373

Polarization استقطاب ۸۶ ، ۱۷۷ ، ۲۹۲ _ ۲۹۶ الضوء ٢٠٥ ، ٣٠٩ ، ٣٠٩ of light استقطاع ٣٧٤ ، ٥٧٧ ، ٥٧٨ ، Transduction استيبا ٢٣٧ Stipa Ascaris اسکارس ۱۰۱ ، ۱۷۷ ، ۱۷۷ ، ۲۰۷ انتقاص الكروماتين ٣٤٢ _ ٣٤٥ chromatin diminution اسیتابیولاریا ۳۱ _ ۳۲ Acetabularia اشعاع Radiation: تأثيره المباشر ٢٨٥ direct effect of العوامل التي تعدل تأثيره ١٦٥ factors modifying the effects of تأثره غر المياشر ٥٢٨ indirect effect of مؤين ٤٨٨ ionizing طريقة (ميكانزم) عمله ٥٣٥ ــ mechanism of action of غىر مۇين ۸۸۸ non-ionizing تأثير الأكسجين ٥٢١ _ ٥٢٩ oxygen effect تأثره الفسيولوجي ٤٩٤ physiological effect of كفاءته البيولوجية النسبية ١٤٥ relative biological efficiency X-radiation اشعاع ٦٦ ، ١٥٨ ، ٢٠٦ ، ٢٠٩ ، - 17 , AA3 _ PA3 , TP3 _ FP3 . 7.0 _ 070 Infrared radiation اشعاع ماتحت الأحمر ١٨٥ - ٥٢٢ ، Alpha rays أشعة ألفا ٤٨٨ ، ٤٩٦ ، ١٥٥ ، ٥٢٥ أشعة بيتا ٤٨٨ ــ ٤٨٩ ، ١٤٥ Beta rays أشعة حاما ٤٨٨ ، ١٤٥ ، ٥٢٥ Gamma rays Ultraviolet أشعة مافوق البنفسجي ٧ ، ٩ ، ١٧ 019 . 01V . 77 induced aberrations والتغيرات المستحدثة ٢٠٦ , 183 _ 183 . 7.0 . 010 01V induced mutations والطفرات المستحدثة ٥٨٥ _

Escherichia coli	اشیریشیاکولای ۷۷۲ ، ۹۹۳
mutation rates in	معدلات الطفور في ٥٨٣ ــ ٥٨٥
	• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •
recombination in	الاتحادات الجديدة في 370 ــ
67	**************************************
"Repeats"	اعادات ۲۱۲ ــ ۲۱۰ ، ۲۰۰ ــ ۲۰۳
Base numbers	الاعداد الأساسية (الكروموسومية)
and growth form in plants	ونهج النمو في النباتات ٦١٤ . ٦١٥
Integuments	أغلفة ١٠٢
Ephrussi, B.	افروزی ، ب ٤٢ ، ٨٩٥
Ephrussi-Taylor, H.	افروزی تیلور ، ه ۰ ۳۷۵
Deficiencies	الاقتضابات أو حالات النقص ٢٠٢ ــ
	711
and crossing over	والعبور ۳۱۷ ، ۳۳۲
role in evolution	دورها في التطور ٢٥٤ ، ٥٥٠
Deletions	اقتضابات أو نقص ٦٢٢
chromatid	کروماتیدی ٤٩٦ _ ٤٩٧ ، ٥١٠
half-chromatid	نصف کروماتیدی ۵۰۳
interstitial	بینی ۵۰۰
isochromatid	متماثل للكروماتيدتين ٤٩٩ . ٥٠٠ ، ٥١٩ – ٢٤٥
sub-chromatid	تحت کروماتیدی ۵۰۳
terminal	طرقی ۵۰۰
Euploidy	الاكتمال المجموعي ٢٣٢
Acrosome	أكروسوم ۹۹ ، ۱۰۰
Acroschismus	أكروشيسمص ٣٠٢
Axolotl	اکزولوتل ۹۹ ، ۲۶۷
Equisetum	اكويسيتوم · جنس ذيل الحسان ٦٩٦ ، ٦٨٦
Aquilegia	آکویلیجیا ۲۹، ۳۰
Echinus	اکینوس ۱۰۱
Restitution	التحام ارتدادی (ارتداد) ۵۰۵، ۵۰۵
	//o ,

`

Sister reunion, of broken chromatids	لتحام الكروماتيدات الشقيقة للكروماتيدات المنفصمة ، ٤٩٨ ـــ
Centric fusions	۰۰۰ التحامات سنترومبرية ٦١٩ ، ٦٧٢
Altenburg, E.	التنبرج ، ١ • ٤٧٠ ، ٤٨٧
Alfert, M.	الفرت ، م * ۱۸۲ ، ۱۹۰ ، ۱۹۰
Alexander, P.	الكساندر ، ب ٤٨٧٠
Allen, C. E.	الن ، ٦٣٣
Position pseudoallelism	اليلية الموضع الكاذبة ٥٩٦ ـ ٢٠٠
Alleles	البلات ١٠٩ ، ٧١ه
identical vs. non-identical	متطابقة مقابل غير متطابقة ٥٧٣
	_ FVe , 3Ae
sterility	المقم ٥٨٥
Pseudoalleles	اليلات كالأبة ، ٦٠٨
Allium	أليوم (يصبل) ٧٦ ، ١٥١ ، ١٦٣ ، ٢١١ ، ٢٧٤ ، ٤٧٤ ــ ٥٧٤ ، ١٩٦ ٧١١
Impatiens	۰۰۰ امباتینز ۶۵
Pre-metaphase stretch	امتطاط (تمطی) قبیل الاستوائی ۲۹۶ ، ۲۹۰ ،
Emerson, R. A.	امرسون , ر ۰ أ ۱۳۱ ، ۱۳۳
Emerson, S. H.	امرسون ، س ۰ هـ ۲۲۲ ، ۲۲۲
Emmerling, M. H.	امرلنج م ٠ هـ ٥١٥٠
Amphiuma	آمفيوما ١٦٧
Fundatrices	الأمهات الرئيسية • فونداتريس ٧٢٥
Anas	آناس ۲۲۰
Pollen tube	أنبوبة اللقاح ٥٠٢ ــ ٥٠٤
Interphase	انترفیز ـ دور بینی ۱۲ ـ ۱۶
Antirrhinum	انترهینم ۰ حنك السبع ۵٦ ، ۲۳۹ . ٦٨٣
Translocations:	الانتقالات ٢٢٥ _ ٢٣١ ، ٤٧٧ ، ١٥٦
changes in base number	وتغیرات العدد الأساسی ٦١٦ ــ ٦٢٢

crossing over
involving B-chromosomes
position effect
role in evolution
segregation from

Anthoxanthum
Anthocyanin
derivatives

Lysis Anderson, Edgar

Anderson, E. G.
Endosperm
Terminalization
Enzymes
in mitochondria
in nuclei

Nucleases Half-chromatids

Neo-sex-determining mechanisms Segregation:

in autotetraploids

in haploids

Mendelian preferential

Somatic
Somatic segregation
Disjunction and aberrations
in coccids

والعبور ۳۳۶ ، ۳۶۷ ـ ۳۶۹ المتضبعنة كروموسومات B ۳۹۵ وتأثير الموضع ۵۹۰ ـ ۹۹۷ ودورها في التطور ۳۷۳ ـ ۱۸۱ الانعزال ۲۲۹ ، ۳۳۲ ـ ۳۳۵

انثوزانثم ۱۹٦ انثوسیانین ۵۰ مشتقاته ۵۷

ا**نحلال ۳۷۷ ــ ۳۷۹** اندرسون ۱۰ ادجار ۲۹ ، ۱۶۹ ، ۲۲۹ . ۲۹۰ ،

اندرسون ، أ • ج • ٣٥٢ ، ٣٥٧ ، ٣٥٧ اندوسبرم ١٠٦ ، ٤٧٧ ، ٤٨٣ ، ٤٥٥ انزلاق طرفی ٤٨٥ ، ٤٨٥ ، ٤٢٥ في الميتوكوندريات ٢٤ في الميتوكوندريات ٢١٠ انزيمات نووية (نيوكليازات) ٥٥٠ انصاف الكروماتيدات ٢٥٨ ، ٢٦٥ ، ٢٦٥ ، ٤٢٣ ، ٤٥٩

انظمة مستجدة لتعيين الجنس ٦٤٤ _

الانعسزال

فى متعددات المجموعة الذاتية ٢٤١ فى أحاديات المجموعة ٢٣٣ – المندلى ١٠٨ – ١١٠ التغضيلي ٢٣٦ – ٢٣١ ، ١٩٤ – ٢٤٢ الميتوزى ٢٩٢ – ٢٩٤ ل معتوزى ٢٩٢ – ٢٩٤

انعزال ميتوزى ٣٩٢ ــ ٣٩٦ الانفصال والشذوذ ٤٢٩ ــ ٤٣٥ في الكوكسيدات ٤٥٨ ــ ٤٦٧

non-random	غیر العشنوائی ۲۲۲ ــ ۶۶۲
Potential breaks	انفصامات کامنة ۵۳۷ _ ۳۹ه
Cytokinesis	انقسام السيتوبلازم ٦٢ ، ٧٤ ـ ٧٥
Mitosis:	الانقسام الميتوزي
abnormalities and genetic control	ضروب الشسسةوذ والسسيطرة الوراثية ٤٠٨ ــ ٤١١
Balance theory of	تظرية التوازن الحاصة به ٣٠٧
in coccids	في الكوكسيدات ٤٥٧ _ ٤٦٠
direct	المباشر ٧٠ _ ٧٧
indirect	غیر المباشر ۷۰ – ۷۲
multipolar	متعدد الاقطاب ٥
rate of	مسدلة ٦١
significance of	أحميته ۷۸ ـ ۸۱
stages of	ادواره ـ مراحله ۹۲ ـ ۷۶
time sequence of	التتابع الزمني لا ٧٧
Endomitosis	انقسام میتوزی داخلی ۳۹۳ ــ ۴۰۷
Meiosis	الانقسام الميوزي ٦١ ، ٨٠ _ ٩٦
in coccids	فى الكوكسيدات ٢٧٥ ، ٢٧٦ ، ٧٥٧ ــ ٤٦٠
genetic control of	السيطرة الوراثية على ٤١٢ ـــ ٤١٩
precocity theory of	نظریة تبکیر (الانقسام المیوزی) ۲۸۰ – ۲۸۱
Karyokinesis	انقسام النواة ٦٢
Inversions	الانقلابات ٢١٤ _ ٢٢٤
adjacent	المتجاور ۲۲۰ ــ ۲۲۶
and crossing over	والعبور ۳۳۵ ـ ۳۶۳ ، ۳۶۰ ـ ۳۲۱
and disjunction	وانفصال الكروموسومات ٤٣١
distribution of	توزیمها ۹۶۹ ـ ۹۷۰
included	المشمولة ٢١٩ _ ٢٢٠
and non-disjunction	وعدم الانفصال ٤٣٦ ، ٢٩ <u>٩ _</u> ٤٣٠
optimum size of	الحجم السائد لها ٦٧٠

overlapping	المتداخلة _ المتراكبة ٢٢٠ . ٦٦٣ _ ٦٦٥
paracentric	غير الشاملة للسنترومير ٦٦٢ ــ ٦٧٢
Birefringence, spindle	انکسار مزدوج ، مغزل ۲۸۲
Inoue, S.	انو ، س ۲۸۶ ، ۲۸۶ ـ ۲۸۰
Grasshoppers	أنواع النطاط ٤٣ ، ١٦٣ ، ٢١٥ ، ٥٦٥ ، ١٦٠ ـ ١٦٢ ، ٢١٦ ، ٢٦٠ ، ٢٦٩ ـ ١٣٢
neuroblasts	نيوروبلاستات ٤٩٠ ــ ٤٩٢ ، ٤٩٦
Anisolabis	انيسولابيس ٢٩٢
Anemone	انيمون ۲۷۶
Malignancy and spontaneous aberrations	الاورام الحبيثة والتضيرات التلقائية ٤٧٥ ـ ٤٧٦
Auerbach, C.	أورباخ ٤٨٧ ، ٥٠٥ ، ٥٣٠ ، ٥٨٠ ـ أورباخ ٥٨٧ ، ٥٩٠ ، ٥٩٠
Orthoptera (see grasshoppers)	أورثوبترا (انظر النطاطات)
Orgyia	اورجيا ، ٣٠٣
Ornstein, L.	اورنشىتاين ، ل ١٦٠
Oryzopsis	اوريزوبسيس ٦٩٦
Osmunda	اوزموندا ۲۶۲ ب ۲۷۰
Ophioglossum	اوفيوجلوسوم ٦٨٧ ، ٦٩٥ ، ٧٠٢
Oksala, T.	اوکسالا ، ت ۲۹۱۰
Auxin	او کزین ۲۹
Oehklers, F.	اوكليرز , ف ۲ ۲۳۲ ، ۲۸۷ ، ۳۰ه
Carbon monoxide	أول آكسيد الكربون ٢٧ه
Allfrey, V. G.	اولفری , ف ۰ ج ۳۸۰
Prototroph	أولى أو برى الاغتذاء (عوز عدائي) ٣٦٩
Oligarces	أوليجارسات ٤٥٢
Oliotrophus	اوليوتروفاس ٤٥٦
O'Mara, J.	اومارا ، ج * ۲۹۷ ، ۲۲۶ ، ۲۲۵
Oenothera	أونوثيرا ١٧٨ ، ٢٢٨ ، ٢٣٤ ، ٤٧١

التطور في ٦٧٣ ــ ٦٧٩ evolution in الطفرات البلاستيدية في plastid mutations in 70 , 70 تأثير. الموضع في ٥٩٧ position effect in Onoclea أونوكليا ٤٨ ، ٢٩٤ أولاكانثا ١٥٣ Aulacantha ايبرت ، م ۲۹۰ Ebert. M. ٨ ـ ايثوأوكسي كافيين ٥٣١ ـ ٥٣٣ 8-Ethoxycaffeine ایریس ۹۹۰ ، ۱۹۳ Iris Isagorus ایزاجوروس (صنویة) ۱۱۳ ، ۱۶۳ ايسبرم أوليجوبيريني ١٦٨ Oligopyrene sperm اسبو ، ك ٠ ٢٨ Esau, K. Isometrus ایسومترس ۹۷۳ Isoetes ايسويتس ٦٨٧ Icerya ایستریا ، ۷۲۰ ایفانوف ، م ۱ ۲۱۲ ۲۱۲ Ivanov, M. A. ایمز ، ا ۰ ج ۲۸۰ Eames, A. J. اینست ، ج ۰ ۱۸۵ Einset, J. ایواتا ، ج ۱۹۰۰

Papazian, H. P. Babcock, E. B. Patterson, J. T.

Iwata, J.

Proplastid Prochromosomes Paratylotropidia Paramecium Barber, H. N. Barbulanympha Barton, D. W. Parthenium

بابازیان ، م • ب • ۲٦٧ بابكوك ، أ ٠ ب ٠ ٦٢٣ ، ٧١٥ باترسون ، ج ۰ ت م ۱۱۸ ـ ۲۲۲ ، ۲۲۱ ، ۲۶۱ ، ۳۲۱ بادئات البلاستبدات ٤٨ ـ ٥٠ بادثات الكروموسومات ٥٥ ، ١٧٧ باراتيلو تروبيديا ٦٤٧ بارامیسیوم ۳۳ بارير ، هـ ٠ ن ٠ ٣٠٧ باريبولانيمقا ٦٨ ، ٧٢ ، بارتون ، د ۰ و ۲۰۸ ، ۲۰۸ ، ۲۰۸ ، ۱۵۵ بارثینیوم ۷۱۲ ، ۷۱۵ ، ۷۱۷

باریس ۲۷٦
بافان ۱۸۷ ،
باك ، ز ٠ م ٠ ٤٨٧
بالومينا ١٦٠
بانشین ، ۱ ۰ ب ۱۳۳
باور ، هـ ٠ ١٨٧ ، ٢٠٢ ، ٢٠٥
باورز ، ل ۲۱۲۰
بالاد ، ج ۱۰ ۸۷ ، ۲۶ ، ۵۵
بايونيا ، ۲۳۱ ، ۶۷۹ ، ۹۹۰
بىسىن ٥٥٠
 بتلر ، جا ۱ ۰ ف ۲۹۰
بتيولا ٨٨٨
براسیکا (الکرنب) ۱۱۳
برافر ، ج ۰ ۳۲۳ ، ۳۶۶ ، ۲۲۵ ، ۲۲۹
براکن ، ر ، ۱٦٥ ، ۱٦٧
براکیستیش ۲۹۷ – ۲۹۸
براكيستولا ١١٣
البراهين السيتولوجية على العبور ١٣٦ ــ ١٤٣
براون ، س ۰ و ۱۶۱ ، ۱۶۱ ، ۱۶۱ . ۱۹۲ ، ۱۷۱ ، ۱۷۱ ، ۱۷۲ – ۲۷۳
براون ، م * س * ۲۲۹
برجسر ۱۹۸۸ ، ۲۵۷
برجنس ، ۱ ۰ د ۱۱۶
بردجز ، ب ب ن ۰ ۱۸۷
بردجز ، ك ١١٧ – ١٢٠ ، ١٨٧ ،
718 77 777 777 787
- 777 , 777 , 777 , 777
. TOO _ TOT , TE+ , TTA
773 , 375
برستون ، ر ۰ د ۲۸
برقشة ، ٥٠ ، ٩٧ه ، ٦٠٤

Perkins, D. D.	برکنز ، د ۰ د ۳۵۷ ـ ۳۸۸
Amphibia	برمائیات ۱۵۱ ، ۲۱۵ ، ۲۲۱
Brink, R. A.	برنك ، ر ۱۰ ۲۰۲۰
Burnham, C. R.	برنهام ۲۲۹ ، ۶۳۳
Protamine	بروماتين ٥٤٣ ، ٥٦٠ ، ٥٦٨
Protoplast	بروتوبلاست ۲۲
Protortonia	بروتورتونيا ٣٠٣ ، ٤٦٧ ، ٤٦٧
Protozoa	بروتوزوا ۲۶ ، ۲۳ ، ۱۹۹ ، ۷۰۳
telocentric chromosomes	كروموسومات طرفية السنترومير 8۸٦
Protease	بروتیاز ــ انزیم هضم البروتین ۵۶۹ ـ ۵۰۹ ـ ۵۲۰
Proteins	بروتینات ۵۶۰ ـ ۵۵۲
residual	رکازیة ۵۱۳ ، ۲۰۵ ــ ۲۲۰
spindle	المغزل ۲۰۱ ـ ۳۰۲
Protenor	بروتینور ۱۱۲ ، ۳۰۷
Profokieva-Belgowskaya, A. A.	بروفوکیغا _ بلجوفسکایا ، ۱ · ۱ ۱۸۹
Bromus, speciation	برومس • نشوء الأنواع ٦٩٧ ــ ٦٩٩
spontaneous aberrations	التغيرات التلقائية ٤٧٧
Brumfield, R. T.	برومفیلد ، ر ۰ ت ۰ ۵۱۳ ، ۱۷۵
Berry, R. O.	ېرى ، ر ۲۰ ۰ ۹۰
Preer, J. R.	بریر ، ج ۰ ر ۳۳۰
Primula	بريميولاً ٥٧ ، ٢٤٥ ، ٢٨٩
Breuer, M. F.	بريور ، م ٠ ف ٠ ١٨٧ ، ١٩٤
Mosquito	بعوض ، ۲۵۷
Pectate	بكتات ٢٦
Bacteriophage	بکتریوفاج ۲۱ ، ۲۲ ، ۳۸۸ ، ۹۰۳
nature of the gene	طبیعة الجین ۷۱ – ۷۷
recombination	تکوین اتحادات جدیدة ۳۷۱ ــ
	441
Bacteria	بكتيريا ٢٢
cytology	سيتولوجى ٣٦٨

combination	تکوین توافیق جدیدة ۳٦۸ _ ۳۷۷
Pycnosis	بكنوزية
radiation induced	مستحدثة بالاشعاعات ٤٩٤ ــ
	290
Bell, C. R.	بل، س ۰ ر ۲۰۰۰
Blaps	بلابس ٦٤٩
Platanus	بلاتانوس ٦٥٢
Plasmon	بلازمون ۳۰
Blastomeres	بلاستوميرات ٥٩
Amyloplast	بلاستيدات نشوية ٤٦ ، ٤٧ ، ٤٩
Plastid	بلاستيدة ٢٤ _ ٢٥ ، ٤٦ _ ٥٣
Elaioplast	بلاستيدة زيتية ٥٠
Plough, H. H.	بلاو , هـ ٠ هـ ٠ ٩١ ه
Baldwin, J. T. Jr.,	بلدوین ، ج ۰ ت ۰ الصغیر ۲٤٠
Belling, J.	بللنج ، جَ ٠ ٨٣ ، ١٦٢ ، ١٦٤ ، ٢٨٧
Blum, H. F.	پلوم ، هـ ٠ ف ٠ ٥٨٥
Pellia	بلياً ٥٤
Blakeslee, A. F.	بلیکسلی ، ۱ ۰ ف ۲۶۹ ، ۲۱۶ ، ۱۵ ، ۷۰۰ ، ۷۰۰
Benzer, S.	بنزر ، س ۲۰ ۲۷۰ ـ ۷۷۰ ، ۸۰۰ ، ۹۰۰
Bensley granules	بنزلی ، حبیبات ٤٠
Behre, K.	بهر ، ك • ١٤٩
Poa	بوا ۱۹٦ ، ۷۱۲ _ ۷۱۷ ، ۷۱۷
Potentilla	بوتنتلا ۷۱۲ ــ ۷۱۰ ، ۷۱۷
Podisma	بوديزما ١٦٠
Bourne, G. H.	بورن ، ج ٠ هـ ٠ ١٥
Burnet, F. M.	بورنیت ، ف ق م ۳۷۷
Boron, effect on neutron	بـورون ، تأثـيره عـلى حسـاسية
sensitivity of chromosomes	الكروموســومات للنيــوترونات ٥١٥ ، ٥١٥
Microspore	يَوْغ صغير ١٠٣
Megaspore	بوغ کبیر ۱۰۱ ، ۱۰۲ ، ۴۳۹

Apospory	البوغية البدلية (آبوسبورى) ٧٠٨
Diplospory	البوغية الثنائية الأمية (ديبلوسبورى) ٧٠٨ ــ ٧٠٩
Book, J. A.	بوك ، ج ٠ أ ٠ ٢٤٧
Buck, J. B.	بوك ، ج ٠ ب ١٩٠٠
Pollia	بوليا ١٤٧ ، ١٤٨
Polyteny	بوليتني ــ تعدد الخيوط الكروموسومية
	191 - 197 . 2 . 3 . 7 . 3
Polygonatum	بوليجوناتوم ١٧٣
Pollister, P. F.	بولیستر ، ب ۰ ف ۰ ۱٦۸
Pollister, A. W.	بولیستر ، ۱ ۰ و ۱۰ ، ۳۸ ، ۷۱ ، ۱۲۸ ، ۶۱ ، ۱۲۰ ـ ۲۲۰
Polycelis	بولیسیلیس ۱۹۸
Bombyx	بومبیکس (دودة الحریر)
crossing over	العبور ۲۲۷ ـ ۲۲۸
gynandromorphism	التذنيث ٤٠٩
Pomper, S.	بومبر ، س ۲۰۸۰
Pontecorvo, G.	بونتیکورفو ، ج ۱۹۳۰ ، ۱۷۹ ۷۱ه ، ۷۸ه ، ۱۹۹
Bonner, D. M.	بونر ، د ۰ م ۹۵۹
Bonellia	بونيليا ٦٣٤
Idiogram	البيسسان التخطيطى الفسسردى للكروموسومات ١٥٤ ، ٦٢٢ ، ٦٢٦ ،
Pipkin, S. B.	بيبكين ، س ٠ ب ٢٢٩ ، ٢٢٩ ، ٤٣٣ ،
Peterson, P. A.	بیترسون ، ب ۲۰۲۰۱
Bateman, A. J.	بیتمان ، ا ۰ ج ۰ ۸۵۰
Beatty, A. V.	بیترستون ، ب ۲۰۱۰ بیتمان ، ۲ ۰ ج ۰ ۸۵۰ بیتی ، ۲ ۰ ف ۰ ۲۹۲ ، ۶۹۵ ، ۲۰
Beadle, G. W.	بیدل ، ج ۰ و ۰ ۳۶ ، ۱۲۲ ، ۱۳۱ ،
	. 727 . 777 . 127 _ 121
	337 . • 73 . • 773 . • 773 _ 173 .

Pyrimidines	برمیدینات ۵۶۷ ـ ۵۶۸
Pyronin	٠ــــــــــــــــــــــــــــــــــــ
Pierce, W. P.	بیرس ، و ۰ ب ۱۵۰ ، ۱۲۷
Beermann, W.	بَیْرِمان ، و ۰ ۱۸۷ ، ۱۹۱ ، ۱۹۶ ، ۱۹۲۵ ، ۱۹۵
Beasley, J. O.	بیزلی ، ج ۲۳۹ ، ۲۸۰ ،
Bisset, K. A.	بیسیه ، ک ۲۰ ۱۰ ،
Eggs, dispermic	بيض • ثنــَائى الاســبرم ١١٦ ، ١١٧ ،
Nullo-X eggs	بيضات عديمة الكروموسوم 🕱 ٣٠٠
Baker, W. K.	بيكر ، و ٠ ك ٠ ه٠٥
Belar, K.	بیلاری ك ۱۵۳۰ ، ۳۰۷ ،
Bailey, I. W.	بیلی ، ا ۰ و ۲۹۰
Bennett, A. H.	بينت ، ۱ ۰ هـ ۱۳ ،
Painter, T. S.	بینتر ، ت ۰ س ۰ ۱۸۷ ، ۱۹۱ ، ۱۹۰
Intersex	بينية الجنس ٧٠٥
Puto	بيوتو ٦٤٠ ــ ٤٦١
Purines	بيورينات ٥٤٨

- 0 -	
Tatum, E. L.	تاتوم ، ۱ ۰ ل ۳۵۸ _ ۳۷۰
Oxygen effect, and radiation	تأثیر الاکسجین ، والاشماع ٤٩٢ ، ٣٩٤ ، ٤٩٦ ، ٣٢٥
Notch effect	تأثیر مقضوم ۲۰۸ ــ ۲۰۹ .
Position effect	تأثیر الموضع ٩٦٠ ـ ٢٠٩
Taraxacum	تاراکساکوم ۷۱۰ ـ ۷۱۸
Тахотуіа	تاكسوميا ٣٥٤ ــ ٤٥٦
Tackholm, G.	تاكهولم ، ج * ٤٤٥
Talaeporia	تاليبوريا ٤٢٣ ـ ٤٢٤
Tamalia	تامالیا ۳۰۷ _ ۳۰۹
Taylor, B.	تايلور , پ ۲۹۵۰
Taylor, J. H.	تابلور ، ج ٠ هـ ٠ ٥٦٥

تبادلات ٤٩٨ _ ٤٩٩ التبادلات • المستحدثة ٤٩٨ _ ٤٩٩
تترانیورا ۷۲۰
تشنية المجموعة ٧٠١ ــ ٧٠٢
تجمع ۸۶ ، ۲۹۲
حجمع ۲۹۲ تجمهر ۲۹۱
تحت المجموعة ٢٣٢
تحول ۳۷۵ _ ۳۷۷
التحول الى هتروكروماتين (هكرمة)
701 , 127 , 127 , 177
تداخل ۳۳۸
كسروماتيسدة ٣١٤ ، ٣٢٣ ،
777, 077
التذنيث ٣٩٢ ، ٤٠٩ ،
ترادسکانتیا ۴۳ ، ۱۰۵ ، ۱۵۰ ،
. 197 , 177 , 179
•17 , A77 , •37 , 7 <i>P</i> 3 —
حلسزنة الكروموسسومات فسي
107 - POT 1 FF7 -
V/7 , • V7
توزیمها ۲۹۱ ــ ۲۹۶
التغيرات المستحدثة في ٤٩٦ _ ٥٠٨ _ ٥٠٥ ، ٥٠٢ م
التعمد المجمسوعي في ٦٨٣ ،
البكنوزية المستحدثة بالاشعاعات في ٤٩٤ ــ ٤٩٦
الهجن النوعية في ٤٧٢ ــ ٤٧٤
التغيرات التلقائية في ٤٧٢ ٤٧٤
الانزلاق الطرفي للكيازمات في
SAY , VAY _ AAY
التتابع الزمنى للانقسام الميتوزي في ۷۸ ــ ۷۹

Triazine	تریازین ۸۸۶
Tryptophane	تربتوفان ۵۶۳ ، ۶۵۹ ، ۵۹۹ ـــ ۱۳۰
Inbreeding	تربية داخلية _ تربية أقارب ٦٦٩
"Trans" gene arrangement	ترتیب جینی مقابل ۹۹۸
Genotype	ترکیب جینی أو عاملی ۱۰۸
Troedsson, P. H.	ترویدسون ، پ ۰ هـ ۰ ۲۹۷
Trypsin	تریبسی <i>ن</i> ۵۵۰
Tribolium	تريبوليوم ٦٤٦
Triticum	تریتکوم ۲۰۳ ـ ۲۰۶ ، ۲۹۹
Triturus	تریتوروس ۱۸۲ ـ ۱۸۳
Trishornomyia	تريشىورنوميا ٤٥٢
Trichoniscus	تریکونیسکوس ۷۲۲ نه ۷۲۳
Trillium	تریلیوم ۸۹ ، ۱۹۱ ، ۱۳۰ ،
coiling	الحلسزنة فسى ٢٥٨ ــ ٢٥٩ .
	- YYY - YTY - YTY
	177,000,000
heterochromatin	الهتروكروماتين في ۱۸۰
sensitivity of chromosomes to radiation at different	حسامسية الكروموسيومات للاشعاعات في المراحل المختلفة
stages of cell division	لانقسام الخلية ٥٠٧ _ ٥٠٨
Trimerotropis	تريمروتروبيس ١١٤
Pairing (see synapsis)	تزاوج (أنظر تلاصق)
Ectopic pairing	تزاوج آثری ۱۵۷
Touch-and-go pairing	تزاوج اللبس ثم الافتراق ، ٢٧٥ ،
	173
Allosyndesis	تزاوج مجموعي خلطي ٢٤٤
Autosyndesis	تزاوج مجموعی نظیری ۲۵٦
Zamenhof, S.	تسامنهوف ، س ۲۷۳ ، ۳۷۳ ، ۵۵۲ ، ۵۵۶
Zinder, N.D.	تسندر ، ن ۰ د ۰ ۳٦۸ ، ۳۷۱ ، ۲۷۳
Zelle, M. R.	تسلاً . م ۰ ر ۰ ۳۷۰ ، ۸۵۰ _ ۲۸۰

Charles, D. R. تشارلز ، د ۰ ر ۲۲۰۰ Chittenden, R. J. تشیتندن ، ر ۰ ج ۳۹۳۰ تشیس ، س ۰ ۲۳۰ Chase, S. تضخم الحجم ٦٨٣ Gigantism التطور Evolution: chemical basis الأساس الكيميائي لـ ٧٢٨ المقارن ٧٢٩ comparative للحنات ۲۰۸ _ ۲۰۹ of genes للطرز المجموعية ٦١٠ ـ ٦٣١ of karyotypes دور التغيرات الكروموسومية في ٦٥٣ ــ ٦٥٦ role of aberrations in دور التعدد المجبوعي في ٦٨١ ــ ٧٠٥ role of polyploidy in في أنظمة تعيين الجنس ٦١٩ of sex-determining mechanisms نظرية ٧٢٧ theory تعدد المجموعات .. التعدد المجموعي Polyploidy 777 - 777 - X37 , PVF في الحيوانات ٢٤٥ _ ٢٤٧ , in animals والتكاثر الآبومكتي (البديلي and apomixis للاخصاب) ۷۱۶ _ ۷۱۸ في الطفرات النسيجية (كاعيرا) ٣٩٤ ـ ٣٩٥ chimaeral and crossing over والعبور ٣٥٣ _ ٣٥٧ الأقارب الثنائية المجموعة ٨٢٥ deploid relatives of توزسها ۱۸۲ ، ۱۹۵ distribution of تأثيراتها على التركيب والوظيفة effects on structure and function والانقسسام الميتوزى الداخيلي ٣٩٦ ـ ٢٠٥ and endomitosis والتطور ٦٨٣ _ ٧٠٥ and evolution وشكل النمو ٦١٥ ـ ٦١٦ and growth form

and parthenogenesis	والتکاثر العذری (البکــری) ۷۲۲ ــ ۷۲۳
and plant form	وشكل النبات ٦٨٦
and speciation	ونشأة الأنواع ٦٩٦ ، ٧٠٢
Allopolyploidy	تمدد مجموع <i>ی خلط</i> ی ۲۳۲ ، ۲۶۶ ـــ ۲۲۵ ، ۲۲۱
Endopolyploidy (see endomitosis)	تعدد مجموعی داخلی (انظر انقسام میتوزی داخلی)
Autopolyploidy	تمدد مجموعی ذاتی ۲۳۲ ، ۲۳۳ ــ ۲٤۲
crossing over	العبور ٣٥٣ ـ ٣٥٧
Autoallopolyploidy	تعدد مجموعي ذاتي خلطي ٢٣٣
Autotetraploidy	تعدد مجبوعی رباعی ذاتی ۲۳۹ ، ۲۲۰ ، ۱۹۳ ، ۲۸۳ ، ۷۰۳
Aneuploidy	تعدد مجموعی غـیر مکتمل ۲۳۲ ، ۲٤۷ ، ۲٤۷
Heteroploidy	تعدد مجموعی غمیر مکتمل ٦
Polysomaty (see endomitosis)	تعدد مجموعی میتوزی (انظر المیتوزی الماخلی)
Polymorphism:	تعدد المظاهر
balanced	المتزن ۱۲۸ ، ۱۷۰ ـ ۱۷۱ ، ۲۰۷
chromosomal	للكروموسومات ٦٥١ _ ٦٥٢ . ٦٧٢ ،
Dosage compensation	تعویض الجرعة ٦٥٥
Nutrition, and chromosome aberrations	التغذية والتغيرات الكروموسومية ٤٧٤
Feulgen reaction	تفاعل فولجن ٤٣ ، ٥٤٥ ــ ٥٤٨
Millon reaction	تفاعل ميللون ٥٤٦
Nucleal reaction (see Feulgen reaction)	تفاعل نووی (انظر تفاعل فولجن)
Staining reactions	تفاعلات صبغية ٥٤٣ ــ ٧٤٥
Cleavage	تفلج ٤ ، ٧٥ _ ٧٧ ، ٤١١

Apomixis

Reproduction:

in animals
in plants
Vegetative reproduction
Arrhenotoky

Parthenogenesis

Duplications

role in evolution

in X-chromosomes

Auxotroph

Microsporogenesis

Megasporogenesis

Recombination

in bacteria in bacteriophage

in Drosophila unit of Agamospermy

Synapsis

deficiencies

duplications Guyot-Bjerknes phenomenon التكاثر البديل للاخصاب (الآبومكتى) ٧٠٦ – ٧٠٦ تكاثر ـ توالد

> فی الحیوانات ۹۳ – ۱۰۱ فی النباتات ۱۰۱ – ۱۰۹ تکاثر خضری ۷۰۷

التكاثر العذرى الأحادى (أرهينوتوكى) ٧٠٦ ـ ٧٠٩ ، ٧١٩ ، ٧٠٠ .

> التكاثر العذرى البكرى ٧١٨ التكرارات ٢١١ ـ ٢١٥

دورها في التطور ٦٥٥ ــ ٦٦٢ في كروموسومات ٣٤٩ X ــ ٣٥٢

تكميلية الاغتذاء ٣٦٩ تكوين الأبواغ الصغيرة ١٠٣، ١٠٦، تكوين الأبواغ الكبيرة ١٠٤ ــ ١٠٥ (الالتحام) تكوين الاتحادات الجديدة ٣٧٥

فى البكتريا ٣٦٨ ــ ٣٧٧ فى البكتريوفاج ٣٦٨ ، ٣٧٧ ، ٣٧٠ ــ ٧٧٥

فی الدروسوفلا ۱۲۰ ، ۱۲۱ وحدته ۷۲۰ ـ ۷۷۰

التكوين ــ اللا اخصابى للبذور ــ الآبومكتية البذورية ٧٠٧ ــ ٧٠٩ تلاصق ــ تزاوج ٨٥، ١٩٣، ٢٧٤ ــ ٢٧٣

اقتضابات ، حالات نقص ۲۰۶ ۲۰۶

تکرارات ۲۱۲ ظاهرة جویو _ برکنس ۲۸۱

inversions انقلابات ۲۱۸ ـ ۲۲۶ non-homologous غبر نظری ۲۱۲، ۲۷۶ ـ ۲۷۰ ، في كروموسومات الغيد salivary gland chromosome اللعابية , ١٨٧ , ٢٧٧ ثانوي ٥٦٤ secondary میتوزی ۲۷۷ somatic اللمنس ثم الافتسراق ۱۷۷ ، touch-and-go translocation انتقال ٢٢٦ _ ٢٢٩ تلقیح اختباری ۱۲۳ ـ ۱۲۶ Testcross تلقيح النقط الثلاث ١٣٠ Three point cross التماثل ٣٢٢ Homozygosis التميز ١٩٤ ، ٥٦٨ ، ١٩٤ ـ ١٠٨ Differentiation والانقسام الميتوزى الداخل and endomitosis **Tmesipteris** تميزيبترس ٦٩٥ ، ٧٠٢ تنظيمات جديدة Rearrangements والطفرات ٥٩١ ـ ٥٩٥ and mutations تنقل (من موضع لآخر في نفس الكروموسوم أو غيره) ٦٠٠ ، ٦٠٢ Transposition تنوية الشرائط (في كروموسومات الفدد اللعابية) ٦٠٦ Nucleination of bands التهجن ٧٠٦ Hybridization والتكاثر الآبومكتي (البديل and apomixis للاخصاب) ۷۱۲ _ ۷۱۳ ، ۷۱۸ والتعدد المجموعي ٦٨٩ ـ ٦٩٠ polyploidy Satellites توابع ١٤٦ ، ١٤٧ Coincidence التوافق ١٣٧ توبلر ، م * ١٨٤ Tobler, M. توجیه رابل ۲۹۲، ۲۹۳ Rabl orientation Thoday, J. M. تودای ، ج ۰ م ۰ **۱۹۷** ، ۱۲۰ ، ۳۷۰ ، ۲۱۰ ،

Todea	تودیا ۱۵۸
Toxopneustes	توكسونيوستس
Thomas, P. T.	توماس ، ب ۰ ت ۱۹۲۰ ، ۲۰۷ . ۲۲۷
Tjio, J. H.	تيدجيو ، ج ٠ هـ ٢٩٦٠
Tyrosine	تیروسین ۴۲۰ ، ۵۲۱ ، ۵۲۱ ، ۸۳۵
Tischler, G.,	تیشلر ، ج ۰ ۳۸۳
Telenomus	تيلينوموس ٧١٩
Timofeeff-Ressovsky, N. H.	تیموفیف _ رسوفسکی ، ن ۰ هـ ۰ ۱۹۵۰
Tupenambis	تيوبينامبيس
Tulipa	تيوليبا ٢٨٩ ، ٦٨٣

_ ث_

Thelia	ثالیا ۲۰۷ _ ۲۰۸
Carbon dioxide	ثانى أكسيد الكربون ٧٢٥
Therman-Soumalainen, E.	ثرمان _ سوامالینین ، ۱ ۱۷۳۰ ، ۱۷۵
Trisomics	ثلاثیات الکروموسوم ۲۶۸ ــ ۲۰۶ . ۷۰۶
Bisexuality	ثنائية الجنس ٦٣٣ ـ ٦٣٤
Lateral loops	الثنيات الجانبية
lampbrush chromosomes	الــكروموســـومات الفرشـــائية ۱۸۱ ــ ۱۸٦
Thyanta	ثیانتا ۷۰۶
Thymine	ثيمين ٥٥٣ ، ٥٥٧
Newcombe, H. B.	نیوکومب ، ه ۰ ب ۹۹۳۰

- E -

 Gabelman, W. H.
 ۲۳ • م • و • ابلمان و • المحمول و • الم

Gaulden, M. E.	جالمان , م · أ · £94
Galeopsis	جاليوبسس ٦٩٧
Gamow, G.	جامو ٥٥٩
Gametes	جامیطات ۱۰۰
transmission of deficient	توریث المنتقص منها ۲۵۳ ـ
	307
Duplication-deficiency gametes	جاميطات التكرار والنقص ٢٣٠
Apogamety	الجاميطية البدلية (آبوجامتي) ٧٠٧
	V-1 _
Gowen, J.	جاون ، ج ° ٤١٧
Geitler, L.	جایتلر ، ل ۱۷۹۰
Giles, N. H.	جايلز ، ن ٠ هـ ٠ ٤٧٢ ، ٥٠٩ .
	٦١٥ ، ١١٥ ، ١٨٥ ، ٢٢٦ ، ١٣٦
Walls, in plant cells	جدر ، في الخلايا النباتية ٢٦ ـ ٣٠
Grana	تَجرانا ۱۱ ، ٥٠
Gray, J.	جرای ، ج ۰ ۷۰ ،
Gray, L. H.	جرای ، آل ۰ هـ ۰ ۱۰ ، ۱۰ ، ۱۰ ،
	۸۲۰ ، ۸۳۰
Grell, S. M.	جرل ، س ۰ م ۲۰۷۰ ، ۲۰۷
Graubard, M. A.	جروبارد . م · i · ۳۳۵ _ ۳۳۰
Griffin, A. B.	جريفين ، ١ ٠ ب ١٦٦٠ ، ١٧٧
Green, M. M.	جرین ، م ۰ م ۱۲۲۰ ، ۷۷۰ ، ۷۷۰ ـ ۵۷۱ - ۵۷۱
,	709 _ 707 , 097 , 078
Bridge, chromatin	جسر , کروماتینی ۲۱۵ , ۲۱۲ ، ۳۲۶
	77V _
Stemmkôrper	الجسم الجذعي (الرئيسي) ٣٠٨
Glass, H. B.	جلاس ، حد ۰ ب ۲۲۹ ، ۲۲۹ ،
	277
Sex:	الجنس :
and crossing over	والعبور ۲۳۸ ــ ۳۲۹
chromosomes (see X-	كـروموسـومات (انظـر
chromosomes)	کروموسسومات X) ۱۳۲ ـ
	70.

determination	تعیینه ۱۱۹ ـ ۱۱۹
linged lethals	المميتات المرتبطة به ٥٩١ ، ٥٩٣
ratio, genetic control of	نسبته السيطرة الوراثية
	علیها ٤١٦ _ ٤١٩
Embryo abortion	جنین بوار ۵۰۲
sac	کیس (جنینی) ۱۰۳ (۲۲۱
flagellar apparatus	الجهاز السوطى
Guanine	جوانی <i>ن</i> ۵۰۲ مه م ۸۰۰
Guayule (see Parthenium)	جوایو لی
Godetia	جودیشیا ۲۸۰
Jorgensen, C. A.	جورجنسن ۲٤٤
Gustafson, A.	جوستافسون ، أ ٤٤٥ ٦٨٩
	V18 = V17 V·V
Sjostrand, F. S.	جوستراند ، ف ۰ س ۳۱ ۳۸ ۱۱ ، ۵۰ ۵۰
Gossyparia	جوسیباریا ۱۸۶ × ۲۸۷ ـ ۲۸۸ ۷۰۶
Gossypium	جوسيبيوم ۲۶۰ ۹۹۳
Coelenterates	جوفمعويات ٦٣٣
Gall, J. G.	جول جـ جـ ١٦٤ ١٨٢ _ ١٨٦ ٢٧٢
Goldschmidt, R. B.	جولدشمدت ر ب ۱ ۲۰۹ ۵۸۰ ۲۰۷ ۳۳۶
Jones, D. C.	جونز د ٤٧٦ ٦٣٣
Juniparus	<i>جو نیبادوس ۱۸۸</i>
Gates, R. R.	جیتس ر ر ۲٤٦
Gerschenson, S.	جيرشنسون س ٢٠٥ ٤١٧
Gerris	جريس ٣٩٩
Giese, A. C.	جيز ٢٠١٤
Sexuales	الجيل الجنسي _ سكسوال ٧٢٥
Emigrantes	الجيل المهاجر ٧٢٥
Sexuparae	الجيل قبل الجنسي _ سكسوباري ٧٢٥
Gelastocoris	جيلاستوكوريس ٢٩٧

Cytogene	جین سیتوبلازمی (سیتوجین) ۳۲
Genes:	جيسنات
definition of	تعریفها ۷۱ه ــ ۷۷۹
dominant	سائلة ۱۰۸ _ ۱۰۹
evolution of	تطورها ۲۰۸ ــ ۲۰۹
hypothetical	فرضية ٥٧٨
limits of	حدودها ٧١ه
linear order of	ترتيبها الطولي ١٣٩ ــ ١٣٤
locating position of	تحديد مواقعها ١٣٢
microclusters of	سرود دقیقهٔ ۷۷۰ ــ ۷۵۰
number	عندما ٢٨٥
operational definition of	تعريف (الجينات) العاملة ٥٧٨
origin through duplication	منشأها عن طريق التكرار ٦٥٥ ــ ٦٦٢
recessive	متنحبة ١٠٩
recombination of	اتحاداتها الجديدة ٧١٥ ـ ٧٧٥
relation to deficiencies	علاقتها بالنقص ٢٠٤ ــ ٢١١
relation to salivary chromosome bands	علاقتها بشرائط كروموسومات الغدد اللعابية ١٨٨
size of	حجمها ۷۹۹ ـ ۸۱۱
stability of	ثباتها ۸۰۰ _ ۸۹۰
unit of mutation	وحدة الطغور ٧٧٥
unit of physiological	وحدة النشاط الفسيولوجي
activity	• YY
unit of recombination	وحدة الاتحادات الجديدة ٧١° - ٧٧٠
unit of self reproduction	وحدة التكأثر الذاتي ٧٧٥
Polygene	الجينات الوفيرة _ بوليجينات ٦٠٧
Plasmagene	جينات بلازمية ٣٢ ، ٣٤
Plastogene	جین بلاستیدی _ بلاستوجین ۵۳
Ginkgo	جينكو ٦٨٨
Genome	جينوم ٦٩٩
Guilliermond, A.	جييرموند ، ١٠١٥

- 7 -

حالات غير مستقرة ١٨٥ Metastable states الحالة الثنائية المنزل أو المسكن ٦٣٣ Dioecism V.0 748 -حامض نووی خماسی Pentose nucleic acid (انظر الحامض النووى الريبوزي) (see ribose nucleic acid) Desoxyribose nucleic acid حامض نووی دیزاوکسی ریبوزی ٤٤ 084 0.1 EST - EST 440 A30, 100 _ 1V0, 3V0 _ 0V0 حجم الكروموسوم ٦٢٦ and chromosome size ترکنیه ۵۰۳ composition ثباته ٥٥٣ ـ ٥٥٥ constancy محتوى النواة منه ٥٥٣ _ ٥٥٥ content per nucleus and evolution التطور ٦٢٧ ـ ٦٢٨ كأبجدية للوراثة ٥٥٨ as genetic alphabet ونسبته للهستون ٥٦٠ histone ratio انتاجه ٥٥٤ overturn RNA ratio ونسبته مع الحامض النووي الريبوزي ٥٥٩ تخلیقه ۲۰۵ ـ ۲۷ه synthesis كعنصر محور ٣٧٥ as transforming principle تباینه ۵۵۵ ـ ۷۲۵ variability الفيروسى ٥٥٦ viral Watson-Crick model نموذج وطسون کریك له ۱۵۵ __ _ ۵۵۹ Ribose nucleic acid, (RNA) الحامض النووي الريبوزي ٤٩٢ ، ٥٤٣ 07A 078 _ 009 000 _ in malignant cells في الخلايا الحبيثة ٥٦٠ في الميكروسومات ٤٦ ٤٩ in microsomes في الميتوكوندرات ٤٦ ٤٩ in mitochondria in nucleoli في النويات ٤٤ في البلاستيدات ٥٠ in plastids

relation to protein synthesis	علاقته بتخليق البروتين ٥٦٠
synthesis of	تخلیقه ۲۰ه
Claudes's particles	حبيبات كلود
(see microsomes)	(انظر میکروس ومات)
Telomere	حبيبة طرفية ١٧٦ ــ ١٧٧
Basal granule	الحبيبة القاعدية ٥٧
Phragmoplast	حجاب خلوی فاصل ۔ فراجموبلاست ۷۶ ، ۷۷
Bryophytes	الحزازيات ٣٣ الحزازيات ٣٣
Despiralization	حل الحلزنة ٢٧١
Coiling and terminalization	الحلزنة والانزلاق الطرفى ٢٨٨ ــ ٢٨٩
Spiralization (see coils)	حلزنة _ لولبة (انظر حلزون)
Coils: in lampbrush	الحلزونات اللوالب في الكروموسومات
chromosomes	الفرشائية ٢٧٢
major	العظمى ٢٦٤ ـ ٢٦٦
minor	الصغرى ٢٦٤ ، ٢٦٦
number of	عددما ۲۷۲
paranemic	متوازیة ۲۲۰ ـ ۲۲۲ ، ٤٦٠
plectonemic	التفافية ٢٦٤ _ ٢٦٧ ، ٥٩٤
relational	التفاف نسبي ٢٦٤ _ ٢٦٧ .
	٤٠٩
relation to division cycle	وعلاقتها بدورة الانقسام ٢٦٧ ــ ٢٧٢
relic	أثرية ٢٦٤ ، ٢٦٧
somatic	الميتوزية ٢٦٤
standard	القياسية ٢٦٣
Gyres (see coils)	حلقات الحلزنة
Balbiani's ring	حلقة بالبياني ١٩٢ ، ١٩٣ ، ٢٠٥
Nucleic acid (see also	حمض نووی (انظر ایضا الحامض
desoxyribose and ribose	النسووى الديزوكسى ريبسوزي
nucleic acid)	والريبوزي) ۱۳ ، ۵۰۵ ، ۷۰۰
absorption of ultraviolet	امتصامه لاشــعة مــا فــوق البنفسجي ٥٤٩
by	البنفسجي

nucleic acid-protein ratid نسبة الحامض النووي الي البروتين م النووي الي البروتين م النووي الي البروتين م النواق ۱۹۵ م ۱۹۵ م ۱۹۵ م ۱۹۵ م ۱۹۹ م ۱

- - -

خراثيط Maps سيتولوجية ٣١٦ ٣٢٠ cytological مسافات (خریطیة) ۳۱۶ distances وراثية ٣١٦ ٣٢٠ genetical وحدة (خريطية) ١٣٢ ـ ١٣٣ unit الحرائط الوراثية ١٢٨ ــ ١٣٧ Genetic maps ratios النسب الوراثية ٦٦٠ _ ٦٦١ خس. ۲۳۸ Lettuce خلايا الدم الحمراء ٦١ Erythrocytes الخلايا المقابلة أو السمتية ١٠٣ Antipodals خلايا بيضية أمية ٩٨ **Oôcytes** خلايا عديدة النويات ٢٠ Coenocytes خلايا فطرية 279 Mycetocytes خلايا قطبية (انظر جسم قطبي) Polocytes (see polar body) خلایا مغذیة _ تابیتم ٤٠٣ **Tapetum** Syncytium خلاما مندمحة ٤١٦ Oôgonia الخلايا المولدة لأمهات البيضيات ٩٧ خلايا مولدة لأمهات الاسبرمات ٩٧ Spermatogonia Cell الخليسة كوحدة أساسية للتنظيم ٢١ basic nuit organization تميز ۲۰ ــ ۲۱ أبعاد ۲۲ differentiation dimensions اسبتجزاؤها بالقوة الطاردة الركزية ٧ ١٧ fractionation by centrifugation

generalized	العامة ٢٠ _ ٥٩
genetic control of cell division	التحكم الوراثي في انقسام الحلية ٤٠٧ ، ٤٠٨ ، ٤١٩
number	areal 17
plate	الصفيحة الخلوية ٧٤ _ ٧٥
progressive specialization	التخصص المتزايد
restriction and independence	التحديد والاستقلال
pure line of	نسيلة نقية ٢١
red blood	خلايا الدم الحمراء ٢٢
sap	عصير ٥٦
sieve	غربال ۲۲
theory	نظریة ۱ ، ۲ ، ۱۹ ، ۷۲۷
theory of cell lineage	نظرية تسلسل الحلايا ١٩
walls	جدر ۲۳ ، ۲۰ ـ ۳۰
Spermatocyte	خلية أمية اسبرمية ٩٧ ــ ٩٨
Microsporocyte	خلية أميه للأبواغ الصغيرة ١٠٣ ٤١٧
Megasporocyte	خلية أميه للأبواغ الكبيرة ١٠٣
Stem-cell	خلية جذعية (رئيسية) ٤٤٣
Hermaphroditism	الحنثية ٤٠٥ ، ٦٣٣ _ ٦٣٥
Plasmadesmata	خیوط بروتوبلازمیة ــ بلازمادزمات ۲۷ ، ۲۷
Genonema	الحيط الجيني ١٥٧ ، ١٥٧
Axial filament	خیط محوری ۹۹
-	3
Datura	داتورا ۲۲۸ ، ۲۳۰ ، ۲۶۹ ـ ۲۰۰ ۳۹۰ ، ۱۱۶ ، ۲۳۶
m 11 .	

۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۲۷۳ ، ۱۹۵ مدار لنجتون ۱۹۸ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۷۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ، ۲۰۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰ ، ۲۰

Trabant (see satellites) D'Amato, F.

D'Angelo, E. G.

Danielli, J. F.

Dounce, A. L. Diepoxide
Dinitrophenol

Dobzhansky, T. Dubinin, N. P.

Draba

Temperature

and crossing over
and inversion frequency
in populations
and mutations

Drosera

Drosophila

changes in base number
chiasmata in
cytological proof of
crossing over
crossing over and age

دالیة (انظر توابع) داماتو ف ۳۰۰

دانجلو أ ج ١٦٤ ١٩١ ٢٦١ ٢٧٢

دانيلل ج ف ٥٤٢ ١٦٥ ٥٦٩

داونس أ ل ٤٦ ، ٢٨٥ داى ــ أبوكسيد ٥٣١ ـ ٣٥٥ • ٥٤٠

دای ـ نیتروفینول ۱۷۹ ، ۲۲۰ ۲۲۱ ۱۲۹ ۱۲۹ ۱۲۹

> دبزانسکی ت ۲٦٤ دوبینین ، ن * ب • ۹۷۰ دراما ۲۱۳

> > درجة الحبرارة

والعبور ۳۳۲ ۳۳۰ معــدل الانقلابات فی العشـــائر ۱۹۲ ــ ۱۹۷ والطفرات ۹۹۱

دروزرا

التغيرات في العدد الأساسي ٦٢٢ الكيازمات في ١٢٥ ـ ٣١٦ البرهان السيتولوجي للعبور ١٣٦ ــ ١٤١ العبور والعمر ٣٣٠ ــ ٣٣٢

العبور والنقص أو الاقتضابات crossing over and deficiencies العبور في الهتروكروماتين ه٣٥ -crossing over and hetero chromatin crossing over and العبور والانقلاب ٣٣٧ ــ ٣٤١ inversions العبور والحرارة ٣٣٢ ـ ٣٣٤ crossing over and temperature crossing over and translo- ۳٥١ - ٣٤٧ العبور والانتقال ٣٤٧ cations crossing over and X-العبور وكروموسومات ٣١٣ ٪ chromosomes crossing over between العبور بين كروموسومي 🗷 و 🍸 X-and Y- chromosomes deficiencies in الاقتضابات في ٢٠٣ ـ ٢١٠ dominant lethals in الميتات السائدة في ٥٠٢ التكرار في ٢١٠ ــ ٢١٥ ، ٢٥٩ ــ ٣٦١ duplications in inversion crossing over العبور داخل الانقلاب في in eggs البيضات ٢١٥ _ ٢١٦ inversions in الانقلابات فيها ٢٢١ ، ٣٣٧ _ 707 - 707 , 481 الطرز المجموعية ٦١٢ ، ٦٢٢ karyotypes meiotic abnormalities الشندوذ والموزىء ٤١٦ ــ ٤١٩ معدلات الطفور ٥٨٢ ، ٥٨٧ mutation rates طوابع العبور في ٣١٦ patterns of crossing over in position effect in تأثير الموضع في ٥٩٥ ــ ٥٩٩ positions of crossing over مواضع العبور ٢١٥ ــ ٣١٦ كيازمتان عكسيتان (متبادلتان) reciprocal chiasmata in علاقة الكيازمات بالعبور ٣٨٥ relation of chiasmata to crossing over الكروموسومات الحلقية ١٤٥ . ring chromosomes

***** *****

secondary non-disjunction segregation in triplo-IV females

sex-determination in

sex-linkage

sex-linked lethals

sex-linked mutants

sex-ratio gene

somatic crossing over somatic pairing species relationships in triploids in

trisomics unequal crossing over

Dekker, C. A. Delbrück, M.

Delphinium

Tempelate, for replication

Dunn, L. C. Metaphase

meiotic

melotic

mitotic

Diplonema Bouquet stage (see polarizat-

ion)

Zygonema

Diakinesis

عدم الانفصال الثانوى ٤٣٦ الانعزال فى الاناث ثلاثية الكروموسوم الرابع ٤٤٧ ــ ٤٢٨

تعیین الجنس فی ۱۳۶ ــ ۱۳۹ ۱۶۲

الارتباط بالجنس ۱۱۷ ـ ۱۲۰ الميتات المرتبطة بالجنس ۹۹۱ ـ ۹۹۳

الطوافر المرتبطة بالجنس ٨٣٠ _ ٨٦٠

جين النسبة الجنسية ٤١٧ _ ٤١٨

العبور الميتوزى ٣٦٠ ــ ٣٧٧ التزاوج الميتوزى ٢٧٨ علاقات الأنواع فى ٦٢١ ــ ٦٢٢ ثلاثيات المجموعة فى ٣٥٣ ــ ٣٥٧

ثلاثیات الکروموسوم العبور غیر المتکافیء ۳٦۲ ــ ۳٦٥

دکر س ۱ ۱۹۰۸

دلبروك ، م ۲۵۷ ۳۷۷ ۳۷۹ دلفينيوم ۲٤٥

> دلیل نهجی للتکاثر ۸۰۸ دن , ل ۳۲۸

دن ، ن ۱۱۸ الدور الاستوائی

الميوزى ٩٤٠

الميتوزى ٦١ ٦٨ _ ٧٣

الدور الانفراجي ٨٦

دور الباقة (انظر الاستقطاب)

دور التزاوج ۸۵ ــ ۸۵ الدور التشتتي ۹۲

Resting stage	دور الراحة ٦٢ ــ ٦٣
Pachynema	الدور الغيام ٨٥
Leptonema	الدور القلادي ٨٣ ـ ٨٤
Anaphase	دور انفصالي
mitotic	میتوزی ۷۱
meiotic	میوزی ۹۶
movements	تحرکات ۳۰۹ ــ ۳۰۹
Prophase	دور تمهیدی ۲۲ ، ۳۲
Telophase	دور نهائی ٦٢ ، ٧٣ ـ ٧٤
Dorstenia	دورستنياً ٦١٧
Breakage-fusion-bridge cycle	دورة الانفصام ـ الالتحــام ـ الجسر ۱۰۰ ـ ۲۰۶ ـ ۲۰۰
Doermann, A. H.	دورمان ، ۱ · ح · ۳۷۷ ـ ۳۸۰ ، ۷۸ه
Duryee, W. R.	دوریی ، و ۰ ر۰ ۱۰۸ ، ۱۲۶ ، ۱۸۲ ۱۲۲ / ۱
D-2-desoxypentose	د ـ ۲ ـ ديزاوكسي بنتوز ٥٥٢
Distefano, H. S.	دی ستفانو , هـ ۰ س ۲۹۰۰
Dianthus	دیانثاس ۲۲۷
Diprion	ديبريون ٧٠٤
Dysdercus	دیزدر کوس ٤١٩ ، ٤٢٢
DeLamater, E. D.	دیلامتر ، ۱ ۰ د ۲۰۸۰ ، ۳۷۰
Distycus	دیستیکوس (جنس خنافس) ٤٤٤
Dinophilus	دينوفيلوس ٢٠٤ ، ٢٠١٢ ، ٣٧١
Demerec, M.	دیمرک ، م ۲ ۲۷۰ ، ۷۷۰ ، ۸۲۰ ، ۸۷۰ ، ۹۲۰

-3-

Gall midges (see cecidoymidae) Sonic vibration and chromosome breaks ذباب الاورام النباتية (انظر سسيدوميدى) البنرنذية الصوتية والانفصامات الكروموسومية ٥١٦

Maize

Ac-Ds system in

and asynapsis autotetraploids in

B-chromosomes in

breakage-fusion-bridge
cycle in
chromomeres in
chromosome size
crossing over in
crossing over in anthers
and ovules in
cytological proof of
crossing over
deficiencies

embryo abortions endosperm haploids in

inversions
knobs
linkage groups
male sterility

mutation rates neo-centromeres

non-homologous synapsis nucleolar organizer pachytene length النرة ۴۸ ، ۸۷ ـ ۸۸ ، ۱۰۶ ، ۱۳۱ ، ۱۲۱ ، ۱۲۷ ، ۱۲۷ ، ۱۲۷

نظام Ac-Ds في ۷۸ . ۲۰۵ ، ۲۰۶

وغياب التلاصق ٤١٣ رباعيات المجموعات الذاتية ٦٨٣ - ١٨٤

کروموســومات B فی ۲۷۶ . ۲۳۰ .

دورة الانفصام - الالتحام - الجسر ٤٨٠ - ٤٨٥ الجسر ١٦٢ - ١٦٣ الكروموميرات ١٥١ حجم الكروموسومات ١٥١ العبور في ١٣٦ - ٣١٨ العبور في المتك والبويضات ٣٢٨

البرهمان السيتولوجي للعبور ١٣٩

الاقتضابات • النقص ۲۰۲ ـ ۲۰۹ ـ ۳۱۷ ـ ۳۰۳ بوار الجنین ۵۰۲

الاندوسبرم .٤٧٧ ، ٥٠٢ ، ٥٥٥ احلایات المجموعه فی ٢٣٤ ــ ٢٣٥

الانقلاب ، ٤٢٩ العقدة ١٦٢ المجموعات الارتباطية ١٢٩ العقم السسمائي (الذكرى) ٤٢٠ . ٣٣

ممدلات الطغور ٥٨٣ مبنتروميرات ظاهرية مستجدة ١٦٤ ــ ١٦٥

تلاصق غير نظيرى ٢٧٢ المنظم النويى ١٧٣ الطسول الباكتينى (فى الدور الضام) ٣٨٧ plastids

position effects
preferential segregation
ring chromosomes

sex-determination
spindle formation
sticky gene
telocentric chromosomes

three-point cross

translocations transposition trisomics variegations البلاستيدات ٤٦ _ ٤٨ ، ٥٣ ـ البلاستيدات ٤٦ _ ٥٣

تأثيرات الموضع ٥٩٦ ــ ٥٩٧ الانعزال الفضيلي ٤٣٥ ــ ٤٤١ ، كروموسومات حلقيمة ١٤٥ ، ٢٦٨ ، ٣٢٣ ــ ٣٢٧

تعیین الجنس ۱۳۸،

تكوين المغزل ٤١٥ جين د لزج ، ٤٧٧ ، ٩٩٠ كروموسومات طرفيةالسنترومير ٤٨٦

تلقيع النقط الشالات ١٣٠ _ ١٣٤

الانتقالات ۲۲۰ ، ۲۲۲ ، ۲۲۷ ، ۲۲۷ ، تنقل ۲۷۸ _ ۲۷۹ ثلاثیات الکروموسوم ۲۶۸ البرقشة ۲۰۳ _ ۲۰۶

- 2 -

Rapaport, J. A. Radiobiology

Russell, W. L. Raphanobrassica Raphanus Randolph, L. F.

Reitberger
Ray-Chaudhuri, S. P.
Riley, H. P.
Tetraster
Tetrasomes
Allotetraploid

رابابورت ، ج ۱۰ ۲۱۱۰ رادیوبیولوجی _ بیولوجی اشعاعیة ۷۵۷ ، ۳۵ – ۵۶۱ راسل ، و ۱ ن ۵۸۰ رافانوبراسیکا ۲۶۳ رافانوس ۲۶۲ راندلف ، ل ۱ ف ۱ ۵۸ ، ۱۹۸ رایتبرجر ۱ ۱ ۲۵۱ رای تشودوری ، س ۱ ب ۲۱۹

رایتبرجر ۲۰ ° ۶۰۱ رای تشودوری ، س ۰ ب ۴۱۹۰ رایلی ، ه ۰ ب ۰ ۳۲۰ ، ۲۲۰ رباعی الکواکب ۱۱٦ رباعیات الکروموسوم ۲۰۶ رباعی المجموعة خلطی ۲۵۳ ، ۲۲۱

Redfield, H.	ردفیلد ، ه ۳۳۰ ، ۳۳۷ ، ۳۶۰ . ۳۵۲ ، ۳۵۲ ، ۳۵۷ ، ۳۵۲
Resende, F.	رزندی ، ف ۰ ۱۷۵
Radioautographs	رسوم ذاتية اشعاعية ٥٥٨
Bubbling, cytoplasmic	رغونة ، سيتوبلازمية ١٧٥
Revell, S. H.	رفسل، س ۰ هـ ۰ ۵۳۲ ، ۳۵۵
Renner, O.	رنــر ، ۱ ۳۰ ، ۹۳ ـ ۱۷۶ ـ ۱۷۶
Rubus	روپاس ۷۱۵ ، ۷۱۸
Rhopalomyia	روبالوميا ٤٥٦
Rosa	روزا ۱۹۰ ، ۲۹۰
Roman, H.	رومان ، ه ۱۹۹۰ ، ۲۰۹ ، ۲۰۹ ،
	707 , 873
Rhoades, M. M.	رودز ، م٠ م٠ ٣٣ ، ٥٣ ، ٨٤ ، ٨٧ _
	۸۸ ، ۱۷۰ ، ۱۲۰ ، ۱۲۱ ، ۱۷۱ ،
	V37 . 007 . 7/3 . *73 . V73 .
	. 729 . 778 . 360 . 777 . 637 .
D	778
Ribbands, C. R.	ریباندز ، ک ۰ ر ۱۷۷
Ribonuclease	ريبونيوكليز ـ انزيم هضم الحامض
	النووی الریبوزی ، ۵۳۰
Richards, O. W.	ریتشاردز ، ۱ ۰ و ۱۳۰ ،
Richardson, M. M.	ریتشاردسون ، م۰ م۰ ۶۱۶
Rhytidolomia	ریتیدولمیا ۲۷۰
Rees, H.	ریسنز ، م ۲۷۰ ت ۵۰۹
Ris, H.	ريس ، ه ۱۹۰۰ ، ٦٤
Rick, C. M.	ريك ، ت ٠ م * ٢٤٨ ، ٤٢٠ ، ٥٠١ ،
	• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •
Rhychosciara	ریکوسیارا ۱۸۷ ـ ۱۹۳
Rhoeo	رینو ۲۸۰، ۴۰۳۲

ـ س ــ

ساتىسون ، أ • ٢٠٥ ـ ٢١٢ ، ٣٦٤ ، Sutton, E. ساتون ، و ۰ س ۲۸۰ Sutton, W. S. ساتینا , س ۲۸۱۰ Satina, S. ساکس ، ك ۳ ، ۲۹ ، ۱۶۹ ، ۱۰۸ . Sax, K. ساکس ، م ۰ ج ۲۲۱ ، Sax, H. J. سالمونللا ۲۷۱ ـ ۲۷۲ ، ۷۷۲ ، ۷۷۰ Salmonella ساند لــر، ل ۲۵۰۰ Sandler, L. Sansome, F. W. سانسىيوم ، ف ٠ و ٢٤١٠ سانيكيولا ٧٠٠ Sanicula السائل أو العصير النووي ٤٤ ، ٥٧ Karyolymph علاقته بالمغزل ٣٠١ ـ٣٠٣ relation to spindle Seiler, J. سسایلر ، ج ۲۳۰۰ سيارون أحد ٢٣٩ ، ٢٦٣ ، ٢٧٠ _ Sparrow, A. H. 777 , 6P3 , V.O ســبايس ، ١ · ٦٦٦ Spiess, E. سبرماتيدة ٩٩ Spermatid: multinucleate عديدة النويات ٤٦٢ ، ٤٦٧ Spironema سبرونيما ١٥٠ سبروتريونيمفا ٢٦٩ Spirotryonympha سبيناشيا ٤٠٣ spinacia ستاتو كۇ كوس ٤٥٩ Steatococcus Stadler, L. J. ستادلر ، ل ، ج ، ۲۰٦ ، ۲۰۹ ، ۲۷۶، 707, 0V3, VA3, 700, TOC AVE , YAO , OAO , VAO Stagomantis ستاجومانتيس ۲۹۳ ، ۲۹۰ ، Stebbins, G. L. ستبنز ، ج • ل • ۲۳۱ ، ۲۳۷ ، ۲۳۸ _ YEO , YEE , YET , YE. , 191 , 19· , 1A1 , 1AE

	V\· V·\ V·V \\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\
Citrus	سترس (الموالح) ٧٠٩
Stern, C.	سترن ك ١٤١ ١٣٩
	۸۰۳ ۲۳۷
Stern, H.	سترن ه ٦٤ه
Stroma, in plastids	ستروما _ مهد , فی البلاستیدات ۱۱ ۰۰ _ ۱۹
	01 - 0. 11
Setcreasia	ستكريزيا ١٥٠
Stenobothrus	ستنوبوثروس ۲۸۶
Stalker, H. D.	ستولکر هـ د ۱۹۶
Stone, W. S.	سلتون و س ۱٦٦ ٦٤٦ ۱۶۸
Stedman, E., and E.	ستیدمان ا و ا ۲۰۰
Stephens, S. G.	ستیفنز س ج ۱۲۸ ۱۰۹ ۱۹۱
Steffensen, D.	ستيفنسن د ٤٧٢ ٥٤٠
Stewart, R. N.	ستیوارت ر ن ۱۷۳
Lizards	السحالي ٦١٠ ٦١٣ ٦١٩ ٦٢٣ _ ٦٢٥
Allohexaploid	سداسي المجموعة خلطي ٢٤٣
Serra, J. A.	سرا ج ۱۹۰۰
Pteridophyte	سرخسیات ۲۸۲
Saccharomyces	سكاروميسات ٦٨٦
Cyclops	سکلویس ۱۰۱ ۲۱۳
Skirm, G. W.	سکیرم ج و ۲٤٥
Selaginella	سلاجينللاً ٦٨٧
Slack, H. D.	سلاك ، هـ د ١٩٩ ٢٤٦
Triplo-IV strains of Drosophila	سلالات الدروسسوفلا ثلاثيسة
and preferential segregation	الكروموسوم الرابع والانعزال التفضيلي ٤٢٨ ــ ٤٢٩
Allocycly	السلوك الدورى المخالف ٦٠٧ ع
Slizynska, H.	سلیزنسکا ه ۲۰۷

Slizynski, B. M.	سلیزنسکی , ب ۰ م ۲۰۲ , ۲۱۲ , ۵۰۳
Cellulose	السليلوز ٢٥ ـ ٢٩
Whitefish, mitosis	السمك الأبيض ، الانقسام الميتوزى ٥٦
Smith, L.	مسمیت ، ل ۲۰۱۰ ، ۵۰۳
Smith, S. G.	سمیت , س ۰ ج ۰ ۲۶۱ ، ۲۷۶ ، ۲۷۲ ، ۱۵۳ ، ۲۷۶ ،
Smith, H. H.	سمیت ، ه ۰ ه ۲٤۸
Senn, H. A.	سن ، هـ ۱۰ ۲۰۲
Centrosomes	السنتروسومات ٤ ، ١١ ، ٥٧ ، ٥٩ . ٦٧ ، ٧٠ ، ٧١
Centromere	السنترومير
and crossing over	والعبور ۳۳۶ ـ ۳۳۳
diffuse	المنتشر ١٤٦ ، ١٧١ ، ٤٥٩
and disjunction	والانفصال ٤٤٩
misdivision of	انقسامه الحاطيء ، ١٦٩
repulsion	تنافره ۲۹٦
and segregation	والانعزال ٤٣٨
source of extra	مصدر الزائد منها ٦٢٣
structure and evolution of	ترکیبه وتطوره ۱۹۳ – ۱۷۲
terminal	الْطرقي ١٤٥
Neo-centromere	سنترومير ظاهرى مستحدث ٤٤٠
Centriole	السنتريول ٥٧ ، ٦٧ ، ٨٣ ، ٣٠٢
relation to centromere	علاقت، بالسنترومير ١٦٧ ـــ ١٦٨
repulsion	تنافر ۲۹٦
Singleton, J. R.	سنجلتون ، ج ۰ ر ۳٦۷
Hsu, T. C.	هسو ، ت · ۳۹٦
Suomalainen, E.	سوامالینین ، ۱ ۰ ۷۰۷ ، ۷۱۸
Swann, M. M.	سوان ، م ۰ م ۲۰۷۰
Swanson, C. P.	سوانسون ، ك ° ب ۲٦٠ ، ١٥٨ ، ٢٧٠ .

	۸۸۲ ۳۰۰ 3.0 310 Plo VYC 7Po
Conchum	
Sorghum	سورجم
Solanum	سولانم ۲٤٤ ۳۹۰
Solenobia	سولينوبيا ٧٢٤ م٧٧
Swift, H.	سویفت ، هم ۱۹۱ ، ۱۹۵ ، ۱۹۵ ۱۲۰ ۲۲۰ ، ۱۹۵ – ۱۲۷
Sonneborn, T.	سونيبورن ، ت ۳۳۰
Sciara	سیارا ۲۱۲ ۲۲۸ ۳٤٥ ۴۲۹
	033 _ 103
Cyanotis	سيانوتيس ٦٢٩
Cyanide	سیانید ۲۷ه
Cycad	سیکاد ۸۸۸
Cytoplasm	سیتوبلازم ۳۰ ـ ۳٦
Cytotaxonomy	سيتو تقسيم ٦١٠
Cytosine	سیتوزین ۵۵۲ م ۸۵۸ م
Cytology, history of	سیتولوجی (علم الحلیة) تاریخه ۱ ــ ۱٦
Sidorov, B. N.	سیدوروف ب ن ۶۳۰
Pseudococcus	سيدوكوكاس ٤٦٩
Pseudolarix	سودولاریکس ۱۸۸
Scirpus	سيربوس ٦١٣
Sears, E. R.	سیرز، ۱۰ ر ۲۰۳ ۷۷۷ ۸۸۵
Cecidomyidae	سيسيدوميدي
cytology of	سيتولوجيتها ٥٥١ ـ ٤٥٧
Sequoia	سيكويا ٦٨٨
Secale	سیکیل (شیلم) ۱٦٥ ١٦٧ ۱٦٩ ۲۳٥ ١٦٩
Scilla	سيللا ٢٧٦
Psilotum,	سیلوتم ۱۸۵ م ۹۰۳ ۷۰۲
Cimex	سیمکس ۱۹۹ ۱۶۹

ـ ش ـ

Sharp, L. W.
Amphidiploid
Steinberg, A. G.
Steinmann, E.
Aberrations
effect on crossing over
induced
and mutations
role in evolution
spontaneous

Asteral rays
Barley
albino mutants
plastids

Schrader, F.

Radicals
induced by radiation
Schneiderman, H. A.
Schultz, J.

Sherman, M.

Schwartz, D.

شارب ، ل • و • ١٧ شبيه ثنائى المجموعة ٢٥٣ – ٣٤٠ شتاينبرج ، أ • ج • ٣٣٨ – ٣٤٠ شتاينبان ، ا • • • شذوذ أو تغيرات كروموسومية تأثيرها على العبور ٣٤١ – ٣٥٣ مستحدثة ٤٨٧ – ٤٤٠ والطفرات • ٩٥ – ٩٦٠ دورها في التطور ٥٥١ – ٥٨٢، تلقائية ٣٩٢

شریدن ، ف ۰ ت ، ۷۷ ، ۲۶۱ ، ۱۲۷ . - ۲۷۲ ، ۷۷۷ ، ۱۸۰ ، ۱۸۰ ، ۱۸۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۲۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۸۰۹ ، ۱۰۰۹ ، ۱۸۰۹

الشعاعات النجبية ٦٩ _ ٧٠ , ٣٠٢

شمیر ۷۰۰ طوافر الالبینو ۵۰ – ۵۱ بلاستیدات ۵۰ – ۵۱ شفارتز ، د ۵۰ ، ۱۶۵ – ۳۲۲ , ۳۲۳ ، ۳۲۲ – ۳۲۲ – ۳۸۹ ، ۷۲۰ ،

الشقق (جمع شق)
المستحدثة بالاشعاع ٢٩٥
شنيدرمان ، هـ ١٠ ٥ ٧ ٢٥
شولتز ، ج ٣٠٣ ، ٣١٣ ــ ٣١٣ ،
سرمان ، م ٣٤٠ ، ٥١٥ ، ٥١٥

_ ص _

Equatorial plate Middle lamella الصفيحة الاستوائية ٦٨ الصفيحة الوسطى ٢٦ ٢٧

_ 4_

Algae Karyotype

evolution of
Centrifugation
differential
and radiation
Prime type; trisomic

Mutations:

criteria for and deficiencies extragenic vs. intragenic induced by chemicals

modifying factors
governing rates of
spontaneous rates
Megagametophyte
Tomato
deficiencies
male sterility

Tobgy, .H A.

trisomics

Sporophyte

طحالب ۲۲ الطراز المجموعي ۱۵۶ ۲۰۰ ۱۳۲ ۲۹۲

المحرد المركزي الطوره ٦١٠ ـ ٦٣١ الطرد المركزي التفاضلي ٤٠ والاشعاع ٥١٦ طرز أولية الكروموسوم ١٨٠٠

غرات عداما تحديدها ۱۸۸

عوامل تحديدها ٨٨٥ والنقص ٢٠٧ خارج الجين مقابل داخل الجين ٥٨٥ مستحدثة بالكيماويات ٥٨٥ عوامل محورة تحكم معدلاتها ٥٩٥ ـ ٥٩٥

معدلاتها التلقائية ۸۱۰ ـ ۰۹۰ طور جاميطى مؤنث ۱۰۲ الطماطم ۱۷۳ ۱۷۸ ۱۷۳ الاقتضابات فى ۲۰۷ العقم السدائى فى ۲۰۰ ثلاثيات الكروموسوم فى ۲۶۸

طوبجی ح ع ۲۱۳ ـ ۲۲۷ ۱۹۷

طور بوغی ۸۳ ۱۰۱

Gametophyte

طور جامیطی ۸۳ ، ۱۰۱

_ Ji _

Guyot-Bjerknes phenomenon

ظاهرة جويو _ بركنيس ٢٨١

-3-

Kappa factor

Crossing over

as affected by the centromere

and age

and asynapsis

Belling's hypothesis of

between two of four chromatids

between X-and Ychromosomes

classical hypothesis of

coefficient of

comparison between

diploids and triploids

cytological basis of

cytological proofs of

and deficiencies

double

and duplication

effect of Y-chromosome on

عامل کاما ۲۳ العيور

تأثره بالسنترومير ٣٣٥

والعبر 324 ـ 229

واللاتلاميق ٤١٣

النظرية الفرضية لبللنج ٣٨٣ . ٧٧٥ . ٣٨٩

بين كروماتيدتين من الأربعة

بين الكروموسومين - X و - Y بين الكروموسومين

النظرية الفرضية الكلاسيكية ٣٨٣ - ٣٨٣

معامل (العبور) ۳۲۰

مقارنة العبور في ثناثيات

المجموعة وثلاثياتها ٣٥٣ ــ

الأساس السيتولوجي للعبور ١٢٤ ـ ١٢٨

البرهان السيتولوجي للعبور 124 - 177

والاقتضابات ٣٥٢

الزدوج ١٧٦ - ١٢٧ ، ٢٨٩

والتكرار ٣٤٩ _ ٣٥٣

تأثير الكروموسوم Y على

العبور ۳٤٠ ـ ۳٤١

factors affecting

as function of distance and heterochromatin in inversions interchromosomal effects on

and linkage neo-classical hypothesis of

and non-disjunction origin of cross-over chromatids partial chiasmatypy hypothesis of

in polyploids

position of reduction by aberrations

and sex sister-strand

somatic suppressors of and temperature time of and translocations unequal

Sister-strand crossing over (see crossing over)

العوامل التى تؤثر عليه ٣٢٧ ــ ٣٥٣

كدالة على المسافة ١٣٠ ـ ١٣١ والهتروكروماتين ٣٣٥ ـ ٣٣٦ في الانقلابات ٢١٤ ــ ٢١٨ التأثيرات فيما بين

الكروموسومات على

والارتباط ١٢١ ـ ١٢٤ النظرية الفرضية الكلاسيكية الحديثة للعبور ٣٨٣ ـ ٣٨٤ وعدم الانفصال ٣٤١ ونشأة الكروماتيدات العبورية 415 - 411 النظرية الفرضية للطراز . الكيازمي الجزئي للعبور ٣٨٥ ـ ٣٨٥ فى عديدات المجموعات ٣٥٣ _ ٣٥٧

موضع العبور ٣١٤ _ ٣٢٢ انخفاضه بسبب التغيرات 737 _ 763

والجنس ۲۲۸ _ ۳۲۹ ، ۳۸۹ بين الكروماتيدات الشقيقة 377 - Y77 · PAT المتوزى ٣٦٠ _ ٣٦٢ كوابت العبور ٣٤٢ والحرارة 324 _ 324 وقت العبور ٣٣٤ 101 - TEA JIETH - 107 غیر المتسکافیء ۲۱۲ ، ۳۶۳ ـ

العبور بين الكروماتيدات الشقيقة (انظر العبور)

Non-disjunction	عدم الانفصال ١٩٦ ، ٢٣٠ ، ٢٤٧ ،
	113 , V73
and crossing over	والعبور ٣٤١
secondary	الثانوي ٤٢٦ ــ ٤٢٨
Polysaccharides	عديدات السكرات ٢٦
Acentric	عديم السنترومير ٤٩٨ ـ ٥٠٠
Nullosomics	عديمات الكروموسوم ٢٥٣
Cristae mitochondriales	العروف الميتوكوندورية ٣٨ ــ ٣٩
Vacuole sap	عصير الفجوة ٢٣ ، ٥٦
Propagules	عضیات خضریة ۷۸
Sterility:	المقم
chromosomal	الكروموسومي ٢٣٨
genic	الجينى ٢٣٨
male	السدائي (الذكري) ١٩٩ -
	173
Male sterility	العقم السدائي (الذكري) ٣٣ ،
•	713 , 813 - 173
Embryolog y	علم الأجنة ٣ ، ٤ ، ١٩ ـ ٢٠
Age	العمر ، السنّ
and crossing over	والعبور ٣٢٩ _ ٣٣٣
and mutations	والطفرات ٥٩١
and somatic crossing over	والعبور الميتوزى ٣٦٢
and spontaneous	والتغيرات التلقائية ٤٧٤
aberrations	•
Metamorphosis	عملية التحور 2.1
Spermiogenesis	عملية تحور الاسبرماتيدات الى
	حيوانات منوية ٩٩
Spermatogenesis	عملية تكوين الاسبرمات ٩٩ _ ١٠٠
Oogenesis	عملية تكوين البيضات ٩٧ _ ٩٨
Transforming principle	عنصر التحول ۳۷۵ ، ۵۵۸
Barphenotype	عودی ۰ مظهر ۲۱۱

- È -

Mustard gas

Transplantation, nuclear Pellicle Tonoplast

Plasm membrane
Nuclear membrane
Filament sheath
Agamogony
Apomeiosis
Asynapsis

غاز الحردل ۲۰۱ ، ۱۸۷ – ۳۱ – ۵۶۰ ، ۵۲۰

> غرس (زرع) النويات ٥٦٩ غشاء ١٥٧

غشاء الفجوة العصيرية (تونوبلاست) ٥٦

غشاء بلازمی ۲۸ ـ ۳۲ ، ۳۲ م غشاء نوری ۱۱ ، ۶۱ ، ۲۹۱ ، ۲۹۰ غلاف الحیط ۹۹ غیاب الاخصاب ۷۰۷ غیاب الانقسام المیوزی ۷۰۷

غياب تزاوج (تلاصق) الكروموسومات ٤١٣

۔ ف۔

Mouse

Faberge, A. C.

Fagerlind, A. C. Wagner, R. P. Vaarama, A. Phasmids

Van Overbeek, J.

Vendrely, R.

Vendrely, C.

Vanderlyn, L.

Vandel, A.

Fankhauser, G.

Weinstein, A.

Frankel, O. H.

فار ۳۵ ، ۳۰۹ فابرجي ، ۱ ۰ ۲۷۸ ، ۲۸۰ ، ۲۸۰ ـ ۲۰۵ ، ۹۰۵

فاجرلند ، أ • ٧٠٧

فاجین , ر ۰ ب ۲۶۰

فاراما ، آ • ۱۷۱

فاسميدات ۲۹۶ ، ۲۲۱ ، ۵۰۲

فان أوفربيك ، ج ٠ ٢٩

فاندرلي ، ر ۰ ۵۵۰

فاندرنی ، ك ٠ ٥٥٥

فاندرلين ، ل ٠ ٦٧ ، ١٧٩ ، ٢٩٤

فاندل ، ۱ ۰ ۲۶۲ ، ۷۰۳

فانکھوزر ، ج ، ۲٤٧ ـ ۲٤٩ ،

777 _ 770

فاینشتاین ، آ ۰ ۳۱۶

فرانكل ، ١ ٠ هـ • ٢٧٩

Frey-Wyssling, A.	فرای _ ویسلنج ، ۲ ۰ ۲۸ ، ۶۹ ، ۲۵۷
Versene	فرسین ٤٧٤ ، ٢٢٥
Fernandes, A.	فرنانديز ، ١ • ١٩٥ ، ١٩٨
Fraenkel-Conrat, H.	فرنکل ــ کونرات ، هـ ۱۷ ۰
Fritillaria	فریتیلاریا ۷۰ ، ۲۸۶ ، ۲۸۹
Festuca	فستوكا ٧١١
Phosphorylation	فسفزَّة ۳۲ ـ ۳۲ ، ۳۸ ـ ۱۵۱
Phleum	فلويم ٢٤٥
Vincent, W. S.	فنسنت ، و ۰ س ۱٦۱
Fahmy, O. G.	فهمی ، و ۰ ج ۰ ۹۹۳
Photometry	فوتومتری ـ قیاس الضوء ٥٤٣ ـ
Ford, C. E.	۰۵۰ فورد ، ۱ ه۳۵
Peroxides	فوق اکسید ۲۷ه ـ ۵۳۰ ، ۸۸۸
Hydrogen peroxide	فوق أكسيد الايدروجين ٥٣٩
Hyperploidy	فوق المجموعية ٢٣٢ ، ٦١٩
Basic fuchsin	الفوكسين القاعدي ٥٤٦ ــ ٥٤٩
Von Wettstein, D.	نجر نسان ، د ۰ ۰۰ ـ ۲۰ فون فتشاتاین ، د ۰ ۰۰ ـ ۲۰
Von Wettstein, F.	فون فتشتاین ، ف ۳۳۰
Vitamin C, in Golgi material	فیتامین ج ، فی مواد جولجی ۵۶
Virus (see bacteriophage)	فیرس (أنظر بکتریوفاج)
Tobacco mosaic virus	فيرس موزايك الدخان ٥٤٣
Fischer, A.	فیشر ، ۱ ۰ ۷۷ ، ۷۹
Vicia	نیشیا 77 ، ۹۲ ، ۱۷۸ ، ۳۳۶ ،
	3V3 , FP3 , AP3
Visconti, N.	فیسکونتی ، ن ° ۳۸۰ ــ ۳۸۲ ، ۳۳۰ ــ ۳۲۱ ، ۲۰۱۵ ــ ۲۲۶
Vivipara	فیفیبارا (جنس قواقع) ۱٦٨
Philp, J.	_
Phylloxera	فیلب , ج ۰ ۲۵۰ ، ۲۶۲ ـ ۲۶۶ فیلوکزرا ۷۲۱
Filicales	فینو کررہ ۷۱۲ فیلیکالات ۲۸۷ ــ ۲۸۸
Phenococcus	
T HEHOCOCCUS	فينوكوكوس ٤٦٧

Callan, H. G.

Viola فيولا ١٥١ ، ٦١٣ Funaria فبوناربا ٦٣٣ قانون التوزيع الحر أو المستقل ١١٠ Independent assortment, law قانون فانت هوف وعلاقته باستحداث Vant's Hoff's Law as related to mutation الطفرات ٣٣٣ induction قرنية ٦١ Cornea Scutellum قصعة _ درع ٥٥٤ قلنسوة قطسة ٥٧ Polar cap قنفذ البحر ٣١ ، ٩٨ ، ١٠١ ، ١١٦ ، Sea urchin Heterosis, and inversions قوة الحليط والانقلابات ٦٤٨ - 5 -Commisural cup الكأس الموصيل ١٦٧ کاتشیساید ، د ۰ ۶۸۷ ، ۱۹۷ , Catcheside, D. C. P.0 _ . 10 . 710 . 170 کاربیشنکو ، ج ۰ د ۲٤۳ Karpechenko, G. D. كارتلدج ، ج • ل • ١٤٤ ، ١٩٥ Cartledge, J. L. كارسون . هـ ٠ ل ٠ ٢١٦ ، ٣٤٣ _ Carson, H. L. 337 . 778 كاركس ٦١٣ Carex کارلسون ، ج ۰ ج ۰ ۷۷ _ ۷۹ . ۱٦٤ ، ٤٩٠ _ ٤٩٣ Carlson, J. G. کارو ترز ، ۱ ۰ ۱ ۰ ۱۱۳ - ۱۱۴ ، Carothers, E. E. کاسیاری ۲۰ ۳۳، ۲۰۹ Caspari, E. کاسبرسون ، ت ۱۹ ، ۱۲ ، ۵٤۲ ، Caspersson, T. . 7.7 , 077 , 08A - 08V کاسل ، و ۲۰ ۲۲۸ Castle, W. E. کافالی ، ل ۰ ل ۰ ۲۷۰ Cavalli, L. L.

کالان ، هـ ٠ حـ ٠ ١٨

Callisia	كاليسيا ١٥١
Callimantis	كاليمانتس ٤٢٤
Campaniola	ەنىيەنىش ،،، كامبانبولا
terminalization	الانزلاق الطرفي في ٢٧٤ الانزلاق الطرفي في ٢٧٤
Camptomya	كالمبتوميا ١٩٠
Campelia	کامبلیا ۱٤۸ ، ۲۲۹
Cambium, lateral	کامبیوم ۰ جانبی ۷۰
Kaufmann, B. P.	کارفیان ، ب ۰ ب ۲۰۱۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۳ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰ ، ۱۳۰
	. 0.0 ' 1/0" A/0 ' 7/0" ' 7/0" ' 7/0"
	730, · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·
	719
Mitotic inhibition	كبت أو تعطيل الانقسام الميتوزي
	898 - 89.
Linear ion density	كثافة أيونية طولية ٧٣٥
Cramer, R. J. S.	کرامر ، ر · ج · س ۲۹۳۰
Crouse, H. C.	کراوس ، هـ ق ٦٦ ، ١٥٨ ، ١٦٣ . ١٩٢ ــ ٢٩٩
Creighton, H. B.	کرایتون ، هس ^ه ب ۲۰۶ ، ۳۸۰
Cretschmar, M.	جرتشمار ، م ۲۰۳ ، ۳۰۹
Crocus	کروکاس ۱۵۳
Chromatid	کروماتیدی م است. کروماتیدی م
aberrations	تغیراتها ٤٩٦ ـ ٥٠٠ ، ١٧٥ ـ
	677
autonomy	استقلالها الذاتي ٤٦٣ ـ ٤٦٧
bridges	الجسور (الكروماتيدية) ٣٢٤
	- 077 , 773 ,
definition of exchanges	التعــريف (الكــروماتيدى) للنمادلات
distribution of exchanges	التسوزيع (السكروماتيدى) للتمادلات ٣١٣
interference	للتبادلات ۲۱۲ التعداخل (الكروماتيــدى)
***************************************	۱۲۲، ۳۲۶، ۳۲۶
length and gyre number	الطول (الكروماتيــــــــــــــــــــــــــــــــــــ
	141 Cm-1

origin of crossover	الاصل (الكروماتيدى) للعبور ۳۱۱ ـ ۳۱۲
types of crossover	الطرز الكروماتيدية للعبور ١٢٥
Chromoplast	كروموبلاست ، بلاستيدة ملونة ٤٦
Chromocenter	الكروموسنتر ٤٥ ، ١٧٩ ، ١٨٩ ٦٢٢ ــ ٦٢٤
S-chromosome	کروموسوم - ۲۵۱ S - ۲۵۷ کروموسوم
Chromosome	کروموسسوم (کسروموسسوما ت ۰ کروموسومیة)
aberrations	التغيرات (الكروموسسومية) ٥٠٠ ـــ ٥١١
accessory	الاضافية ۱۹۶ ـ ۱۹۹ ، ۲۰۷ ، ۲۲۲ ـ ۲۲۶
attached-X	X الملتحبة ۱۲۱ ، ۱۶۱ ، ۲۱۳ ، ۳۳۰ ــ ۳۳۱
autonomous movement of	حركتها الذاتية ٣٠٧
breakage	انقصامها ۱۸۷ ـ ۵۶۱
in cell lineage	تسلسل الخلايا ١٠٨
changes in basic number of	التغيرات في العُــدد الأســاسي للكروموسومات ٦١٣ ــ ٦٢٣
chemistry of	کیمیاؤها ۵۶۳ ـ ۲۹ه
coiling of	حلزنتها ۲۷٪، ۹۱ ، ۱٦٤ . ۲٦١ ، ۲٦٤ ــ ۲۷٤ ، ۲۵۰
congression of	تجمعها (تجمهرها) ۲۹۲
continuity of	استدامتها ۱۰۸ ، ۱۲۲ – ۱۲۷
contraction of	انکماشها ۲۰۸ _ ۲۷۶
dicentric	ثنائی السنترومیر ۱۷۱ ، ٤٨٠ ٤٨٢ ، ٤٨٥
diminution of	انتقاصها ٤٤١ ـ ٤٤٥
duplication	تکرار ۲۵۷ ـ ۲۵۸
duplication in relation to	التكرار (الكروموسيومي)
polyploidy and polyteny	بالنسبة للتعدد المجموعي والبوليتني ٤٠٧
elasticit y	رجوعيتها ١٨٤

استبعاد الكروموسومات الزائدة elimination of supernumeraries التحكم الوراثي في تشكل genetic control of shape (الكروموسوم) ۲۸۹ الازواج غير المتكافئة ١١٣ heteromorphic pairs الشخصية الفردية لها ٥ _ ٦ individuality وغير مرئى ۽ ١٥٢ "invisible" عزل ١٤٤ isolation of تلكؤ (تخلف) ٢٥٤ lagging الفرشائي ٩٨ ، ١٥٧ ، ١٦٣ lamp-brush 140 . 147 - 141 الطول ٢٦١ _ ٢٦٣ length الطول بالنسية لعدد الجينات length in relation to number of genes limited المحدودة ١٩٦ ، ٤٤٧ ـ ٤٤٩ linear differentiation of التميز الطولي لها ١٣٨ المادة المغلفة ٢٧٠ matrix وحيد (الكروموسوم) ۲۵۳ monosomic مورفولوجي ١٤٥ ـ ١٤٧ ، ١٥٥ morphology of nullisomic عديم (الكروموسوم) ٢٥٣ ــ number العدد (الكروموسومي) ١٥٤ orientation of توحيه ٢٩٦ phylogeny النشأة التسلسلية ٦٢١ ، ٦٣٠ polycentric عديد السنترومير ١٧٢ ، ٦٤٩ تعدد الأشكال (الكروموسومية) polymorphism التحسركات المكروموسسومية pre-anaphase movements of السابقة للدور الانفصالي 4.7 _ TA9

pre-metaphase stretch

qualitative differences among random assortment of repulsion of ring

salivary gland

sensitivity to radiation

size

stability supernumerary

telecentric

X-chromosome

compound crossing over in

crossing over with Ychromosome
differential behavior of
distribution of induced
breaks in
duplications in
endomitosis of

evolution of heterochromatin in homologies with Ychromosome الفروق النوعية بينها ١١٤

التوزيع العشوائي ۱۱۳ ، ۱۱۶ ، تنافرها ۲۸۹ ــ ۶۳۰ ، حلقــة كروموسوميــة ۲۱۰ ، ۲۱۸ . ۲۸۸ ــ ۸۲۲ . ۱۸۷ ــ ۱۸۲ . ۱۸۷ ــ ۱۹۲

حساسيتها للاشعاعات ٥٠٧ _ ٥٠٨

حجمها ۱۶۸ ـ ۱۹۶ ، ۱۹۵ . ۱۹۵ . ۲۲۲ ـ ۳۰۰ ۲۲۲ ـ ۳۰۰ ثباتها ۲۲۸ ـ ۲۲۹ الزائسد أو الاضافي ۱۹۹ ـ ۱۹۹ ، ۲۰۷ ، ۱۱۳ ـ ۲۲۵ طرفا السنترومين ۱۳۱ ـ ۲۸۵

کروموسیوم 🗷 ۶۵ _ ۹۰ ، ۹۱ _ ۱۹ _ ۲۱۵ _ ۲۱۵ _ .

مركب ٣٤٤ العبور في ٣١٦ ، ٣١٧ ، ٣١٩ ٣٤١ - ٣٣٦ والعبور مع الكروموسوم ¥ ٣٦٠ - ٣٥٨ السلوك المتباين لـ ٢٩٨ _ ٢٩٩ توزيع الانفصامات المستحدثة

فتی ۰۰۶ ــ ۰۰۰ التکرارات فی ۳٤۹ ــ ۳۰۲ الانقسام المیتوزی الداخلی ۲۹۹ ۳۹۹ ــ ۲۰۰

تطورہ ٦٣٢ ــ ٦٥٠ الهتروكروماتين فى ١٧٧ ــ ١٧٩ تناظرہ مع ، الكروموسوم ٣ ٣٥٩ inversions in multiple mutation rates in non-random disjunction of ring touch-and-go pairing of

translocation Y-chromosome

breakage of
changes in
crossing over with Xchromosome
genetic inertness of
heterochromatin
homologies with Xchromosome
position effects
relation to accessory
chromosomes
touch-and-go pairing of

Polycentric chromosome

Salivary gland chromosome
(see also chromosome)
coiling of bands
gene-band correspondence

B-chromosomes
non-homologous pairing
segregation

E-chromosomes

T-chromosome

الانقلابات فی ۳۳۷ ـ ۳۶۸ المتعدد ۲۲۶ معدل الطفور ۵۸٦ الانفصال ۲۲۶ الخلقی ۷۲۰ تزاوج أو تلاصــق اللمــس ثم الاختراق ۷۷۰ الانتقالات فی

کروفوسوم ۲ ۱۱۱ ، ۱۷۸ ، ۱۸۹ ، ۱۹۲ ، ۱۲۲ <u>– ۱۳۲</u>

انفصامه ۲۰۰ – ۱۳۳ – ۱۳۳ انفصامه ۲۰۰ التفيرات في ۱۲۸ – ۱۲۹ التغيرات في ۱۲۸ – ۱۲۹ التغيرات في ۱۳۰ – ۱۳۰ خبوله الوراثي ۱۲۲ خبوله الوراثي ۱۲۶ تناظره مع الكروموسوم الا ۱۹۰ وتأثيرات الموضع ۱۹۸ علاقته مع الكروموسومات الاضافية ۱۹۰ تزاوجه بطريق اللمس ثم الاختراق ۲۷۰

گروموسوم عدید السنترومیرات ۵۰۰ گروموسوم غدة لعابیة (انظر آیضا گروموسوم) ۲۷۲ - ۱۸۷ – ۱۹۹ حلزنة الشرائط ۲۷۲ تناظر الجین والشرائط ۷۷۱ گروموسومات _ B ۱۹۲ _ ۱۹۸ تزاوج لانظیری ۲۷۶ انعزال ۶۳ – ۶۳۵

کروموسومات _ £ ۵۱ _ 20۷ _ 20۷ کروموسومات - ۲ - ۲۵۱ _ 20۷

Isochromosomes	لروموسومات متماثلة الذراعين ١٤٥ ١٦٦ / ٤٣٧ . ٤٨٦
Homologues, heteromorphic	لروموســــومات نظیرة · نظیران غیر متکافئین ٤٧١
Chromosomin	لروموسومين ٥٦١
Chromosin	گروموسی <i>ن</i> ۵۶۱
Chromomeres	لكروموميرات (الحبيبات الصبغيه)
	۰ ، ۸۲ ، ۱۲۲ ـ ۱۲۲
as coils	كحلزنة ١٦٣ ، ٢٧٠
constancy	ثبات ۱۹۲
in lamp-brush	في الكروموسومات الفرشائية
chromosomes	144 - 144
Telochromomere	كروموميرة طرفية ١٦٢ ، ١٧٦
Chromonema	لكرومونيما ٦٦
length.	طولها ۲۶۱ ، ۲۶۶
subdivisions of	اقسامها ۱۵۵ ــ ۱۵۹
Chromioles	كروميولات ١٦٣
Crepis	کریباس ۱۰۳ ، ۱۷۳ ، ۲۱۰ ، ۲۱۳ ۲۲۳ ، ۲۲۷ ، ۳۳۰ ، ۲۰۱۱ ، ۲۰۳ ۷۱۰
Christensen, H. M.	کریستنسن ، ه ۰ م ۲۳۵۰
Crick, F. H. C.	کریك ، ف ٠ هـ ٠ ٥٥٥
Cladocera	كلادوسىيرا ٧٢٥
Clark F. J.	کلارك ، ف ٠ ج ٠ ، ٤١٥
Chalaza	טאנו ۱۰۳
Cleland, R. E.	کلیلاند ، ر ۱۰ ت ۲۷۳ ، ۲۷۳ ـ ۲۷۳
Klein, G.	کلاین جـ ۰ ههه
Claude, A.	کلود ، ۱ ° ، ۳۱ ، ۶۰ ، ۱۱۰ ، ۵۰
Chloral hydrate	کلورال هیدرات ۳۰۷
Chloroplast	کلوروبلاست · بلاستیدة خضراء ۱۱ ۲3 ــ ۵۶
Manganous chloride	كلوريد المنجانوز ٥٨٥ ، ٥٨٨
Clausen, R. E.	کلوزن ، ر ۱۰ ۲۵۳۰

Clausen, J.	کلوزن ، ج ۰ ۲۳۲ ، ۲۹۷ ، ۲۰۹ ، ۷۱۳ ــ ۷۱۶ ، ۲۰۳
Cleveland, L. R.	کلیفلاند ، ل ۰ ر ۰ ۱٦٦ ، ۴۸۱
King, E. D.	کنج ، ۱ ۰ د ۲۰ ، ۱۰۸ ، ۲۳۸ ،
	۰۲۷ ، ۱۲ ، ۲۰۰
King, T. J.	کنج ، ت ۰ ج ۰ ۲۸۰ ، ۲۰۰
King, R. L.	کنج ، ر ۰ ل ۰ ۱٤٧
Inhibitors	کوابت ۳۸ه
Cooper, K. W.	کوبر ، او ۰ و ۳ ۱۲۱ ، ۱۶۱
Kotval, J. P.	کوتفال ، ج ۰ ب ۰ ۰۱۰
Cuthbertia	كوثبرتيا ٦٨٤
Kodani	کودانی ، م ۰ ۱۹۲ ، ۱۹۰ ـ ۱۹۲
Kurnick, N. B.	کورنیگ ، ن ۰ ب ۱۹۰ ، ۱۹۱ ، ۶۳
	٥٦٥
Kostoff, D.	کوستوف ، د ۱۸۷۰
Koshy, T. K.	کوشی ، ت ^۰ ا ن ۱۹۳۰
Coccids, cytology of	كوكسييدات ٠ سيتولوجي
	(الكوكسيدات) ٤٥٧ ــ ٤٦٩
Koller, P. C.	کولر ، ب ۲۷۱ ، ۴۸۵
Colchicine	کولشیسین ۲۰۲ ـ ۲۳۸ ، ۱۹۵ ،
~ .	۰۳۰
Culex	کولکس ۲۰۲ ، ۶۰۵
Coleman, L. C.	کولمان ، ل ۰ ۱۷۸ ، ۲۷۲
Commoner, B.	کومونر ، ب ۲۰ ۷۶ه
Commelina	كوميلينا ٦٢٩
Chondriosome (see Mitochondria)	كوندريوسوم (أنظر ميتوكوندرات)
Conger, A. D.	کونجر ، ۱ ۱ د ۲۰۲۰ ، ۸۱۱ ، ۱۳۰ ــــــــــــــــــــــــــــــــــــ
Conklin, E. G.	کونکلین ، 1 ° ج ° ۳
Kuwada, Y.	کووادا ی ۲۷۰ ، ۱۷۲
Chaetopterus	كيتويترص ٣٠٥
Chiasma	کیتوبتر س ۳۰۵
	. 5-5-5-5

formation of frequency in relation to cross-over length and pachytene length hypothesis of metaphase

interference
in male Drosophila

relation to crossing over

terminalization

pairing

Kirkpatrick, P. Kirby-Smith, J. S.

Chironomus

Keeffe, M. M. Kikkawa, H. Kihlman, B. A.

Chemistry
of chromosomes
Chimaera

معدلها بالنسبة للطول العبورى وطول الكروموسومات في الدور الضام ٣٨٦ – ٣٨٧ والضام النظرية الفرضية للكيازما وعلاقتها بتزاوج الدور الدروسوفلا ١٤١ من ذكور الدروسوفلا ١٤١ ، ١٤١ ، ١٤١ ، ١٤١ والزلاق طرفي ٨٦ ، ٣٨٤ – ٣٨٢ –

تكوينها ٨٦ ـ ٩٢

کیرکباتویك ، ب ۱۲۰ کیربی _ سمیت ، ج ۰ س ۵۲۰ ، ۵۲۰ ، ۱۱۰ _ ۱۹۰ ، ۵۲۷ ، ۹۲۰ کیرونومص ۱۸۷ _ ۱۹۰ ، ۲۲۱ کیف ، م ۰ م ۱۹۳ ، ۲۲۷ ، ۲۷۰ کیفاوا ، ح ۱۳۰۰ _ ۵۳۰ ، کیلمان ، ب ۱ ، ۵۳۰ _ ۵۳۰ ،

الكروموسومات ٥٤٢ ــ ٥٦٩ . الكيميرا • الطفرة النسيجية ٢٥٢ . ٣٩٢ . ٣٩٢

- J -

Latarjet, R.
Lathyrus
Llaveia
Llaveiella
LaCour, L.

لاترجیه . ر ۰ ۳۸۰ لاتایرس ۲۸۸ لافیا ۳۰۳ ، ۲۲۶ لافییلا ۳۲۳ ، ۲۲۶ لاکور . ل ۰ ۱۵۸ ، ۲۷۷ , ۱۸۰ ,

Lamm, R.	لام ، د ۱۹۰۰
Lamb, A. B.	دم ، ر کان لامب ، آ [،] ب ۱۵۰ ، ۱۳۶۰
Lams, H.	لامز ، هـ ٠ ٣٠٠
Phloem	٤٢ - ٢٢
Stickness of chromosomes	ـــــــــــــــــــــــــــــــــــــ
	٠٣٠ , ٤٩٥ , ٤٩١
Lindegren, G.	لندجرن ، ج ۰ ۳٦٧
Lindegren, C. C.	لندجرن ، ك ٠ ٣٦٧
Lindstrom, E. W.	لندستروم ، ۲ ۰ و ۳۵۳۰
Lindsley, D. L.	لندسلي، د ۰ ل ۳۵۸
Luzula	لوزيولا (ليزيا) ١٤٦ ، ١٧١
Love, A.	لوف ، ۱ م ۱۸۹
Love, D.	لوف ، د ۲۸۹۰
Loxa	لوكسا ٢٩١
Lockingen, L. S.	لوكينجن ، ل ٠ س ٠ ٥٥٩
Lolium	لوليوم ٤١٤ .
Laugnnan, J. R.	لونان ، ج ۰ ر۰ ه۳٦ ، ۲۰۹
Longley, A. E.	لونجلي , أ ٠ أ ٠ أ ١٩٦٠ ، ٤٤١
Loehwing, W. F.	لوهوينج ، و ٠ ف ٦٣٣
Lewis, E. B.	لویس ، آ ۰ ب ۲۱۲ ، ۳۹۰ ، ۴۱۱
	740 , 780 , 800 , 8.5
Lewis, D.	لویس ، د ۱۹۹۰
Lewis, H.	لویس ، ها ۲۶۰
Lea, D. E.	لى ، د ٠ ١ • ٠ ٩٤ ، ٤٩٧ ، ٩٠٥ _
	710, 510, 170, 770, 140
	•A• , •A\ <u> </u>
Lebistes	ليبستس ٦٣٣ ، ٦٤٠
Little, T. A.	ليتل ، ت ۱۰ ۲۲۲ ، ۳۵۳
Liturgousa	ليتورجوزا ٦١٣
Lethocerus	ليثوسيروس ٦١٣
Lederberg, E.	ليدربرج ، ۱ ۰ ۳۷۰
Lederberg, J.	ليدربرج ، ج ۰ ۳۷۰
Lesley, J. W.	لیزلی ، ج ۰ و ۰ ۲۸۷ ، ۲۲۰

ليزلي ، م ٠ م ٠ ٤١٤ ، ٤٢٠ Lesley, M. M. ليفان ، 1 • ١٨١ ، ٣٩٦ ، ٤٧٥ , Levan, A. ليفاين ، ١٠١ ٢ ٣٨٢ Levine, E. E. ليفاين ، ر ٠ ب ٢٨٢٠ Levine, R. P. ليفة الجر أو السحب ٣٠٨ Zugfaser لىفنثال ٣٨٠ ، ٧٧٥ Levinthal, C. ليفين , هـ ١٠ ١٠ ١٦٨ Levene, H. O. ليكوبوديوم ٦٨٧ ، ٦٩٥ Lycopodium ليكوبلاست ٤٨٠ Leucoplast ليليوم ٢٨٩ ، ٤٩٦ ، ٦٢٤ Lilium ليمادي فاريا ، ١٦٧٠ Lima-de-Faria, A. السمأنتاريا ، ٦٣٤ Lymantria ليمنوفيلوس ٦١٣ Limnophilus لينوكس ، ١ ٠ س ٠ ٣٧٤ ، ٣٧٦ Lennox, E. S. Leyon, H. ليون ، م ٠٠٥

-1-

Matsuura. H. ماتسورا ، هه • ۲۸۲ ، ۲۸۳ ماتسوكوكاس ٤٦١ Matsucoccus Matthiola ماتيولا ٢٨٧ _ ٢٨٨ ، ١٤٤ ، ١٦٣ 777 Matthey, R. ماتای ، ر ۱۸۱ ، ۲۹۷ Interstitial substance مادة بينية ٣٨ مادة مغلفة ١٥٩ _ ١٦٤ ، ١٨٢ ، Matrix 44. Madia مادیا 197 ماذر . ك • ١٧٩ ، ٣٢٠ ، ٣٣٥ ، ٥٠٥ Mather, K. Markert, C. L. ماركرت ، ل ٠ ١٨٥ ماركرت • ه ، ٤٣٢ ، ٤٧٦ ، ٤٩٤ Marquardt, H. Marengo, N. P. مارنجو ، ن ۰ ب ۲۹۶ ، ۲۸۶

Mazia, D.	مازیا ، د ۰ ۱۳۰ ، ۳۰۱ ، ۷۶۶ ، ۲۶۵ ، ۲۹۵ ــ ۳۹۹
Maheshwari, P.	ماهشواری , ب ۴ ۱۰۱
MacKnight, R. H.	ماکنایت , ر ۰ هـ ۰ ۳۳٦ , ۱۶۸
McFadden, E. S.	ماكفادن ، ۱ ٠ س ٠ ٢٠٠
McElroy, W. D.	ماکلروی . و ۰ د ۰ ۸۳ ، ۹۰
McClintock, B.	ماكلنتوك , ب ۱۳۹ ، ۱۲۰ ، ۱۲۰
	٠ ١٦١ ، ١٦٥ ، ١٦١ ، ٢٠٩
	307 , 5/7 _ 7/7 , 777 ,
	۰۹٦ ، ۳۸۰ ، ۳۸۰
McLeish, J.	ماکلیش ، ج ۰ ۰۳۲ ، ۳۵۰
Mackensen, O.	ماکنسن ، ۲ ۰ ۲۰۷
Makino, S.	ماکینو , س ۰ ۱۹۰ ، ۱۹۶ ، ۲۶۶
Maly, R.	مالی , ر ۲۰ ۲۰
Malhieros, N.	مالیروس , ن ۰ ۱٤٦ , ۱۷۱
Maleic hydrazide	مالیك میدرازید ۵۳۱ ـ ۵۳٦
Manton, I.	مانتون . ۱ ° ۱۵۷ ، ۲٦۲ . ۲۷۰ .
	۸۷۲ ، ۷۲۲ ، ۲۸۲ ، ۱۷۸
Mantids	مانتیدات ۲۸۰ ، ۲۸۲
Metz, C. W.	متز ، اله ۰ و ۰ ۱۹۰ ، ۲۱۲ ، ۲۷۲ .
Electron Microscopes	۲۱۰ مجاهر الکترونیة ۹ ـــ ۱۰
Triploidy	المجموعة الثلاثية ٧٠٤ _ ٧٠٥
sterility	والعقسم ٢٣٨
Microscope:	•
electron	مجهــر الکترونی ۸ ــ ۹ _۳ ۱۱
light	ضوئی ۸
phase-contrast	تباین الطور الضوئی ۱۲ ـ ۱۳
ultraviolet	أشعة ما فوق البنفسجي
	۱۳،۹ اشعة ۲۰ X
X-ray	
X-ray microscope	مجهر أشعة 🗶 ۱۱،۱۰
Phase-contrast microscope	المجهر الضوئي ١٢ ، ٣٩
Electron microscopy	مجهرية الكترونية

Modifiers genic	المحورات الجينية ٥٩٣ ــ ٥٩٤
Medeola	مِديولا ١٧٣
Confused stage	مرحلة الغموض ٢٩٢
Renner complex	مرکب رنو ۱۷۳ ، ۱۷۲
effect	تأثيره ٤٧٤ ــ ٥٧٥
Agamic complex	المركبات اللاتزاوجية ٧١٤ ــ ٧١٨
Kinetochore (see also centromere)	مرکز الحرکة (أنظر أيضا سنترومير). ۱۵۷ ، ۱۸۷
Ionization path	مسلك التأين ٤٨٧ ـ ٤٨٨
Mutagens chemical	مطفرات ۰ کیماویة ۲۸۷ ــ ۶۹۰
Microspectrophotometer	مطیاف مجهری مصور ۱۶، ۱۳
Spectrophotometer	المطياف المصنور ١٣_
Phenotype	مظهر ـ طرادِ مظهری ۱۰۹
Coefficient of coincidence	معامل التوافق ١٣٧
Coefficient of crossing over	معامل العبور ١٩٩٩
Symposperins	معراة اليذور ١٩٤٤ ، ١٨٨
Spindle	مغـزل ۱۸ ـ ۲۹۸
birefringence	ازدواج الانكسار ٣٥٢
in coccids .	في الكوكسيدات ٤٦٢ ـ ٤٦٣
elongation of	استطالته ۲۰۷ ـ ۳۰۹
equilibria	توازنه ٣٠٦
fibers	اللانه ۱۸ ـ ۷۱ ، ۲۹۲
intranuclear	داخل النواة ٣٠٢
in living cells	في الحلايا الحية ٢٠٤ ــ ٣٠٦
origin of	منشأه _ أصله ۳۰۲ _ ۳۰۶ ، ۲٦۱
proteins	بروتیناته ۳۰۱ ـ ۳۰۲
spherule	الكرية المغزلية ١٥٧
unipolar	وحيد القطب ٤٤٨ ، ٤٥٤ . ٤٦٧
Hollow spindle (see spindle)	مغزل أجوف (أنظر مغزل)
Angiosperms	مغطاة البذور ٢٢

Roentgen equivalent physical (rep)	المكافىء الفيزيائى للرونتيجن (ريب) 8۸۹ ، ۹۱۶ ، ۹۲۳
Lethals:	مميتات
balanced	متوازنة ٦٨١
dominant	سائدة ٥٠٤
recessive	متنحية ٥٩١ ، ٩٩٥
Aphids	المن ۷۲۰ ـ ۲۲۷
Mendelism:	المندلية
cytological basis of	الأسباس الوراثى لها ١١٠ ــ ١١٧
first law of	قانونها الأول ۱۰۸ ــ ۱۰۹
rediscovery of	اعادة اكتشافها
second law of	قانونها الثاني ١٠٩ ــ ١١٠
Nucleolar organizer	منظم نویی ۱۷۳ ، ۶۳۳ ، ۶۸۶ ; ۵۸۵ , ۳۲۰ ، ۲۰۲ , ۲۲۶
competition among	التنافس بين ١٧٣
Golgi material	مواد جولجی ۲۳ <u>– ۲</u> ۲ ، ۳۸
Minutes	مواقع د ضئيل الأشواك ، ٢٠٩
and mosaicism	والموزايكية ٤١٠ ــ ٤١١
Morgan, T. H.	مورجان ، ت ۰ هـ ۰ ۳۱۲ ، ۳۱۳ ، ۳۲۰ ، ۳۲۶ ، ۲۲۷
Morgan, L. V.	مورجان , ل ۰ ف ۲۲۲ ، ۳۲۳
Mosaicism	الموزايكية ٣٩٣ _ ٣٩٤ , ٤٠٩
Moses, M. J.	موزز , م ۰ ج ۰ ه۹ه
Moffett, A. A.	موفیت ، ۱ ۰ آ ۲۸۶
Locus	موقع ۷۷۰ ــ ۷۷۸
Muller, H. J.	مولر ، هـ ٠ ج ٠ ١٣٧ ، ١٧٦ ، ١٤٥ ،
	۰۰۰ ، ۲۸۰ ، ۲۸۰ ، ۲۰۰
	//o , o/o , 7/o _ 3/o , ·3/ , oo/
Mühlenthaler, K.	مولنتالر ، ك ٤٦٠
Monarthropalpus	مون آرثروبالبوس ٤٥٣ ، ٤٥٦
Müntzing, A.	مونتسينج ، أ * ١٦٥ ، ١٩٦ ، ١٩٨،
	777 , Y73

Metapodius	میتابودیوس ۱۹۹ ۲۲۶
Mitochondria	میتوکوندرات ۲۶ ۳۷ ـ ۶۳
Methyl green	میثیل جرین ٥٤٦
5 - Methylcytosine	ہ _ میثیل سیتوزین ۲۵۲
Mirsky, A. E.	میرسکی، آ ۱۰ آ ۰ گا ۱۱۵ ، ۲۸۸
	711 078 , 071 , 002 027
Meriones	میریونز ۹۱۳
Mesocricetus	میزوکریسیتاس ۷۰۶
Mecistorhinus	میسی ستوریناس ۲۹۷ ـ ۲۹۸
Mycetome	میسیتوم ٤٦٩
Mechelke, F.	مشیلکی ، ف ۲۰۵۰
Mickey, G. H.	میکای ، ج ۰ هـ ۰ ۲۶۸ ۹۹۲
Microsomes	میکروسومات ٤٢
Michrochromosomes	میکروکرومؤسومات ۹۲۲ ۲۲۳
Micromalthus	میکرومالتوس ۷۱۹
Mecostethus	میکوستیثاس ۱۷۸
Melaphagus	میلافاجوس ۲۸۶
Melland, A. M.	میللانه ، ۱ م ۱۹۰
Melander, Y.	میلاندر ، ی ۱۹۵ ، ۱۹۸
Melandrium	میلاندریوم ۹۳۱ ۹۶۲ ۷۰۰
Miastor	میاستور ۴۵٦
Melopsittacus	میلوبسیتاکوس ۹۲٦
Mellors, R.	میلورز , ر ۶۲۰
Müller, E.	میولر ، ۲ ۰ ۹

- ن -

Nabours, R. K.	نابورز ر ك ٦٤١
Naithani, S. P.	ناثانی س ۰ ب ۱۳۳۰
Navaschin, M.	نافاشين ، م ۰ • ۱۷۳ ع۲۲
Aster	نجــم ۷۱
Honeybee	نحل العسل ٢٣٤
Enucleation	نزع النواة ٦٤٥

Dihybrid ratio	نسبة ثنائية الخلط (هجين ثنائي)
Germ line	النسبة الحلوية التناسلية ٤٤٣ ــ ٤٤٥
Mitotic ratio	النسبة الميتوزية ٤٩٢
Speciation and polyploidy	نشأة الأنواع والتعدد المجموعي ٦٩٦ ــ ٧٠٣
Ac-Ds system in maize	نظام Ac-Ds في الذرة ٤٧٨ _ ٢٤٤ , ٦٠٨ _ ٩٩٩ , ٤٧٩
Electrostatic theory of chromosome behavior	النظرية الاستاتيكهربية ٢٨٥ ، ٣٨٨
Precocity theory of meiosis	نظرية تبكير الانقسام الميوزى ١٥٩ . ٢٨٠
Balance Theory of Mitosis One-genc-one-function hypothesis	نظريه توازن الانقسام الميتوزى النظرية الفرضية الجين الوطيفة الواحدة
Neo-classical hypothesis of crossing over	النظرية الفرضية الجين الواحد للوظيفة والعبور ٣٨٣ ــ ٣٨٤
Classical hypothesis of crossing over	النظرية الفرضية الكلاسيكية للعبور ٣٨٣ ـ ٣٨٣
Partial-replica hypothesis	النظرية الفرضية للتكاثر المجزأ ٣٨١ ٧٧٥
Partial chiasmatypy hypothesis of crossing over	النظرية الفرضية للطراز الكيـــازمى الجزئي للعبور ٣٨٣ ، ٣٨٥
Reciprocal chiasmata hypothesis	النظرية الفرضية للكيازمات العكسية ٢٤
Visconti-Delbrük hypothesis	نظریة فیهسکونتی دلبروك الفرضیـــة ۳۸۰
Chromosome theory of	نظرية الكروموسومات للوراثة ٥ ،
inheritance	٧٢٧ ، ٣١٠ ، ١١١
Micropyle	نقیر ۱۰۳
Embryony	نمو الأجنة ٧٠٩
adventitious	العرضية
Nucleus	نواة ٤٣ _ ٤٦
chemistry	کیمیاؤها ۵۶۳ _ 79ه
endosperm	الاندوسبرم ١٠٦

generative	تناسلية ١٠٣
isolated	منفصلة ٥٦٧
physiology of	فسيولوجيتها ٤٥ ،١٤٥
tube	الانبوبة ١٠٣
Tube nucleus	نواة الأنبوبة
Fusion nucleus	نواة الاندماج ١٠٣
Generative nucleus	نواة تناسلية ١٠٣
Nautococcus	نوتوكوكوس ٤٦٢
Northoscordum	نور ثوسکوردوم ۹۲۶
Nordenskiold, H.	نوردنز کیله ، ه ۲۶۶
Novitski, E.	نوفیتسکی ، ۱ ۲۱۷ ۳۶۳ ۳۶۷ ۳۶ ۰ ۲۳۱
Neuhaus, M. J.	توهاوس ، م ۰ ج ۰ ٤٢٧
Nucleolus	نوية ١١ (٥٤ . ٦٧ ٨٩
chemistry of	كيمياؤها
formation in lamp-brush chromosomes	تكوين الكروموسومات الفرشائية ١٨٥
Nebel, B. R.	نیبل ب ر ۱۹۸ ۲۳۹ ۲۷۰
Nygren, A.	نیجرین ۱ ۷۰۷ ۲۱۰
Kniphofia	نيفوفيا ٦٢٤
Nickson, J. J.	نیکسون ج ج ۲۸۷
Nicotiana	نیکوشیانا ۲۰۳
Nichols, C.	نيكولز ٤٧٢ ه٧٤ ــ ٤٧٦
Nematodes	نیماتودا ۹۳۳
Nemobius	نيموبيوس ٦١٣ ، ٦٢٢
Neutrons	نیوترونات ۸۸۱ ۴۸۹ ۹۰۹ ۱۱ه ۹۲
slow	البطيئة ٥١٣ م١٥
Newton, W. C. F.	نیوتن و ف ۲٤٥
Neurospora	نیوروسبورا ۳۶ ۳۳ ۹۰۹ ۲۹۰
mutation rates in	معدلات الطفور في ٥٨٥ ، ٥٨٥

tetrad analysis in

تحليل رباعي الأبواغ في ٣٦٥

Nucellus

نيوسيلة ١٠٢

. _ • _

Habrobracon

Habropogon

Haga, T.

Harvey, E. B.

Hackett, D. P.

Hakansson, A.

Haldane, J. B. S.

Hamster

Hannah, A.

Howard, A.

Hauschka, T. S.

Hyacinthus

Heitz, E.

Heilbrunn, L. V.

Heilborn, O.

Heteropycnosis

Heterochromatin

Ac-Ds system

genetic effect of non-specific pairing

position effects

Hesperotettix

هابروبراكون ٧٢

هابروبوجون ۱۷۷

هاجا , ت · ۲۷٦

مارنی ، ۱ ۰ ب ۲۱۰ ، ۷۲ ، ۲۶۲ ،

ماکت د ۰ پ ۳۸

هاكنسون ، ۱ ، ۱۹۵ ، ۱۹۸

مالدين ، ج · ب · س · ٧٥ , ٢٤٢

هامستر ۲٤٧ ، ۲۷۰

ماناه . ۱ ۰ ۱۷۹ ، ۲۲۳ ، ۲۰۳

ماورد ، ۱ • ٤٩٣ ، ٥٦٥

هاوشکا ، ت ۰ س ۲۹۳۰

هایاسنشس (هایاسنت) ۱۹۳

هايتز ، ۱ • ۱۲۷ ، ۱۷۲ ، ۱۷۸ ،

هايلبرون ، ل ٠ ف ٠ ٧٩

هایلبورن ، ۱ ۹۱۳ مایل

متروبكنوزية ٥٤٠

متروکروماتین ۵۰ ، ۱۷۷ – ۱۸۱ PAI . 073 . 173 . 0.0

نظام Ac - Dc

24. 241

rchanges in base number _ _ ٦١٦ يفيرات العدد الأساسي ٦١٦ _

تأثیرہ الوراثی ۲۰٦ ـ ۲۰۸

تزاوج غیر نوعی ۱۵۷

تأثيرات الموضع ٥٩٦ ، ٦٠١ .

مستروتتكس ٦٤٦

Histone

Helwig, E. R.

Humbertiella

Hammerling, J.

White, M. J. D.

Whitehouse, H. L. K.

Hotchkiss, R. D.

Horowitz, N. H.

Horton, I. H.

Hordeum

Houlahan, M. B.

Hollaender, A.

Hollander, W. F.

Holomastigotoides

Homarus

Whiting, P. W.

Whittinghill, M.

Hertwig, G.

Herskowitz, I. H.

Hirschler, J.

Hershey, A. D.

Hieracium

Hayes, W.

مستون ۵۲۳ ، ۶۹۰ ، ۵۵۱ ، ۵۵۱

هلویج ، آ ر ٦٤٦

مببرتيلا ٣٠٠

همرلنج ج ۲۱ ۲۰۰ ۲۹ه

هوايت ، م ٠ ج ٠ د ١٢٩ ، ١٦٦ ,

YET . YIO . 191 . TYA

750, 5..., 777, 707, 757

103 - 503 1501

. TTT _ TTW . TI9 . TIW

777 . 789 . 788 . 787 - 780

V·V V·£ 7VY 779

هوايتهاوس ه ل ك ٣٦٧

موتشکیس ر د ۳۷٦

هوروويتن ن ه ۷۷۰

جورتون ، ۱ · م · ۲۱۸ ، ۲۵۳

هورديوم (شمير) ٤١٦

مولامان ، م ب ۲۹۵۰

هوللاندر، أ ٤٨٧ ٤٩٠, ٤٩٣

0/0 - 30 0/0

710

موللاندر , و ٠ ف ٠ ٣٢٨

هولوماستيجو تويدين ٦٦ 377

حوماروس ۲۹۷

هويتنج ، ب ٠ و ٧٢٠

هويتنجهيل ، م ° ٣٢٨ ٣٥٨

هرتفيج ، ج ° ۳۹۹

هـــيرسكوفيتز ، ۱ ه ه٥٥ ٨٦٥

میرشلر ، ج ۱۹۰

میرشی ، ۱ ۰ د ۳۷۹ ، ۳۷۹

هيراسيوم ٧١٤ ٥١٧

ميز و ۲۲۸، ۲۷۰

Hillary, B. B.	هیلاری ، ب ^۰ ب ۲۹۷
Hemophilus	هيموفيلوس ٣٧٦
Hemicellulose	هیمیسلیلوز (نصف سلیولوز)
Hinton W	۲۷
Hinton T.	هینتون ، ت ۲۰۳ ، ۱۷۷ ، ۲۰۲
Hughes	هیوز ۳۰۷،
Hughes-Schrader, S.	هیسوز به شریدر ، س ۲۶۱ ،
	, \\\· \ \\\\ \\\\\ \\\\\\\\\\\\\\\\\\\
	٨٥٢ ، ٥٧٦ ، ٩٩٢ ، ٩٩٢ ، ٢٠٣ ،
	7.7, 6.3, 373, A33, A73, 637, V73,
	71 7 120
- 9 -	
W- 1 T D	
Warmke, H. E.	وارمکی ، ه ۱ ۱ ۱ ۱ ، ۱۳۳ ،
Water T. D.	٧٠٠ - ٦٣٧
Watson, J. D.	واطسون ، ج ۰ د ۰ ۰۰۷ ـ ۸۰۰
Wallace, B.	والإس ، ب ۲۰۰ – ۲۷۲
Walters, J. S.	والترز ، ج ۰ س ۲۳۱
Walters, M. S.	والترزُّ أَم مَ * س ٢٧٦ ، ٦٨٠
Wald, H.	والد ، ه * ٤٢١
Weier, T. E.	وایر ، ت ۱۰ ۹۹
Univalents	وحدات أحادية ٤٧٧
Multivalents	وحسدات تزاوجيسة عسديدة
	الكروموسومات ٢٣٨
Trivalents, sex chromosomes	وحــــدات ثلاثية • كروموســومات
	الجنس ٦٤٩
R Unit	وحدة R (وحدة رولتجينية) ٤٨١
Haploidy	وحدة المَجموعة ٢٣٣ ــ ٢٣٦ . ٤٠٦.
	V19 _ V1A , 207 , 200
N-Unit, neutron dosimetry	وحمدة نيوترونية , قياس جرعات
	النيوترونات ٤٨١
Inheritance	الوراثة

الأساس الكيميائي لها ٥٩١

chemical basis of

chromosomal theory of

physical basis of
Genetics: biochemical
developmental
of plastids
physical basis of

physiological Cytoplasmic inheritance Ascites tumor, Westergaard, M.

"Cis" gene arrangement Waters, M.
Walker, R. I.
Wolff, S.
Witkus, E. R.
Wycoff, R. W.
Wilson, E. B.

Wilson, G. B.

Winge, O.

النظرية الكروموسومية لـ ۱۲۲ ــ ۱۲۳

التعوينية ١٠ - ٣٥ البلاستيدية ٥٠ - ٣٥ الاساس المادى (للوراثة) ١٤٣ - ١٠٨ الفسيولوجية ١٧ وراثة سيتوبلازمية ٣٣

الورم الاستسقائی ۳۹۸ ، ۹۰۰ وسترجارد ، م ۲۵۷ ، ۹۶۳ ، ۷۰۰

الوضع المتجاور للجينات ٩٩١ ووترز ، م ٠ ١٧٧ ووكر ر ٠ أ • ١٤٩ وولف ، س • ١٥٧ ، ٥٣٨ ، ٥٣٥ ويتكوس ، أ • ر • ٥٠٥ ويكوف ، ر • و • ٨ ، ويلسون ، أ • ب • ٥ ، ١٩٩ ، ١٩٩، ويلسون ، أ • ب • ٥ ، ١٩٩ ، ١٩٩، ويلسون ، خ • ب • ١٨١ ، ١٩٩،

وينجي ، ١ • ٦٣٣

- ي -

Janssens, F. A.

Jensen, K. A. Yost, H. T. یانسنز ، ف ۲۰ ۲۱۱ ، ۳۸۳ ، ۳۸۵ ، ۳۸۵ ، ۳۸۵ ، ینسن ، ك ۲۰ ، ۵۷۰ ، ۱۰ ، ۵۲۱ ، ۵۲۲ ، ۵۲۲ ،

094 . 09.

يوريشن ۷۹۰ ، ۹۹۰ ، ۱۳۹ يوريشن ۱۳۹۰ ، ۹۹۰ ، ۹۹۰ ، ۱۳۹

يوسيرافيس ٤١٦

يوفوربيا ٦١٣

Yucca ٦٢٥ - ٦٢٤ , ٢٩٧ , ١٥٢ لي وكا

يوكروماتين ۱۷۷ ـ ۱۸۱ ـ ۱۷۷

نشر هـذا الكتـاب بالاشــتراك
مـع
مؤسسة فرانكلين للطباعة والنشر
القاهــرة ــ نيويورك
فــبراير ســنة ١٩٦٦

